

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**ECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN UNA
POBLACIÓN DE CHOVA PIQUIRROJA
“PYRRHOCORAX PYRRHOCORAX”**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Eva Isabel Banda Rueda

Bajo la dirección de los doctores
Eduardo de Juana Aranzana
Guillermo Blanco Hervás

Madrid, 2008

- **ISBN: 978-84-692-0113-8**

ECOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN UNA POBLACIÓN DE CHOVA PIQUIRROJA

Pyrrhocorax pyrrhocorax



TESIS DOCTORAL

EVA ISABEL BANDA RUEDA

Noviembre 2007



Departamento de Zoología y Antropología Física (Zoología)
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid



**ECOLOGÍA DE LA
REPRODUCCIÓN EN UNA
POBLACIÓN DE CHOVA
PIQUIRROJA**
Pyrrhocorax pyrrhocorax

TESIS DOCTORAL

Eva Isabel Banda Rueda

**Departamento de Zoología y Antropología Física
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid**

Noviembre 2007



**Universidad Complutense de Madrid
Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Zoología y Antropología Física**

**ECOLOGÍA DE LA
REPRODUCCIÓN EN UNA
POBLACIÓN DE CHOVA
PIQUIRROJA**
Pyrrhocorax pyrrhocorax

Memoria presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid por Eva Isabel Banda Rueda, dirigida por el Dr. Eduardo de Juana Aranzana, de la Universidad Complutense de Madrid y por el Dr. Guillermo Blanco Hervás, del Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (C.S.I.C.).

Fdo. Eva Isabel Banda Rueda

VºBª Eduardo de Juana Aranzana

VºBª Guillermo Blanco Hervás

Noviembre 2007

A Josetxo Aguirre

A Javier Blasco

Y, no obstante, hemos amado el desierto. Si al principio él, solo es vacío y silencio,
es porque no se ofrece a los amantes de un día.

(Antoine de Saint-Exupéry)

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Marco conceptual	5
Especie objeto de estudio	6
Población estudiada	8
Métodos generales	9
Estructura y contenido de la Tesis	9
OBJETIVOS GENERALES	11
CAPÍTULO 1: Asincronía de eclosión e inversión parental en tamaño, condición e inmunocompetencia en pollos de chova piquirroja	15
CAPÍTULO 2: Limitación de los lugares de nidificación, densidad de reproductores a distintas escalas espaciales y depredación en la chova piquirroja	37
CAPÍTULO 3: Influencia de las características de los lugares de nidificación sobre la depredación de los nidos en la chova piquirroja: un estudio a distintas escalas	67
CAPÍTULO 4: Relaciones entre dispersión natal y selección del sistema social de nidificación en la chova piquirroja	83
CAPÍTULO 5: Fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación en la chova piquirroja	109
DISCUSIÓN CONJUNTA	121
CONCLUSIONES	123
BIBLIOGRAFÍA	125
APÉNDICES	145

AGRADECIMIENTOS

Esta es la parte más importante de cualquier tesis doctoral. Por que una tesis no son sólo las páginas que vienen a continuación. Es un conjunto de vivencias, personas, lugares, olores y sensaciones que sólo se experimentan en este contexto, desde el momento que comienza el trabajo de campo hasta el día que por fin escribes el último párrafo. Todo esto me cambió para siempre.

Durante estos casi cinco años de trabajo han pasado muchas cosas. Algunas personas han llegado, otras se han ido y muchas de ellas han estado ahí siempre, sin dudarlo.

Uno de los “pilares” en los que se sustenta esta tesis es Josetxo Aguirre. Su ayuda a todas las escalas imaginables han hecho posible que alguien esté leyendo estas páginas. Persona multifacética donde las haya, ha sido capaz de soportar llantos y lamentos, de compartir alegrías, enseñarme a manejar todos los programas imaginables, leer, aportar, corregir los capítulos, hacerme la comida, podar árboles, capturar y censar chovas, arreglar persianas, coches, muebles y muchas cosas más que facilitaron mi vida, sin ni siquiera “despeinarse”. Sobre todo ha estado ahí en los peores momentos, cuando yo me hundía él se tiraba para sacarme a flote. Lo que más le tengo que agradecer es que nunca me trató como a una enferma. Fue la única persona en la que nunca vi un reflejo de terror, preocupación, angustia o pena ante mi estado de salud. Eso me permitió tener confianza, volver a tener ganas de vivir, de trabajar, de volver a los Monegros, de acabar esta tesis. Pero todo esto él ya lo sabe, y mucho más.

Mi familia también ha sido importante en todo este proceso, sobre todo mi madre, Maria Paz. Es la única persona capaz de hacer punto y censar chovas a la vez, sin perder maestría en ninguna de las dos actividades. Mi padre ha sido un ejemplo para mí, sobre todo en los peores momentos. Aunque intentaba no quejarme, ser positiva como él, pocas veces lo conseguí. Aún así, su aptitud y actitud en la vida siempre serán modelos a seguir. La gran dinastía de los “Banda” ha estado siempre a mi lado, para lo bueno y para lo malo. Espero que a partir de ahora empiecen a pensar que tener la cabeza llena de pájaros puede ser algo serio, o no. Sara y Jose han sido un apoyo

constante durante todo este largo proceso, su cariño y sus sabios consejos han sido de gran utilidad. A Sonia, Ainoa, Maribel y María, incondicionales e inasequibles al desaliento, les tengo que agradecer que me devolvieran al mundo real de vez en cuando, aunque en un principio tuvieran que soportar mis peroratas choveras y monegrinas. Arantxa y Steff restablecieron mis constantes vitales con su *Steppegas*.

A mis directores, Eduardo y Guillermo, les tengo que agradecer especialmente el haber invertido en esta tesis un tiempo que no tenían. Eduardo confió en mí desde un principio y me apoyó incondicionalmente en todas las decisiones, además de mostrar una infinita paciencia conmigo. Mucho de lo que no me enseñaron las chovas lo aprendí de Guillermo, que además de implicarse durante todo el proceso, me cedió todos sus datos, sin los cuales una parte importante de esta tesis no se hubiera podido realizar.

Javier Blasco es otra pieza importante del puzzle. Es el hombre más grande que he conocido, en todos los aspectos. Cuando estaba en el hospital, y lo creía todo perdido, Javier se ofreció a seguir con mi trabajo, poco a poco, todos los jueves. Con Luis o Victoria, o los dos. Este gesto también me animó a seguir adelante, la vida no podía acabar así. Yo tenía que volver a los Monegros, no podía quedarme ahí, no podía permitirme ser una enferma. Ellos habían confiado en mi recuperación y habían trabajado por ello.

Pablo Prieto soportó mis *miserias* en los peores momentos de la enfermedad, en los que me negué a quedarme en casa, arrastrándole por cientos de mases durante casi tres meses. Aprendí muchas cosas y la verdad es que fue un placer trabajar con él, nunca le podré agradecer lo suficiente todo lo que hizo por mí.

Dicen que los malos momentos unen más que los buenos, y Paola estuvo en muchos de ellos. Desde los oscuros tiempos en los que la debilidad física me hacía incapaz de sacar la escalera del coche, hasta los felices momentos de correrías monegrinas como “dúo cómico”. Su confianza ciega en mí, su ayuda física, psicológica e intelectual y sobre todo su amistad, me han animado a terminar esta tesis.

Un gran número de personas dejaron lo que tenían que hacer y vinieron a ayudar con las capturas de las chovas. Desde ese primer y glorioso día con Pepe Tella, Alvaro

Gajón, Rafa López, José Manuel Sayago, Jósé Dávila, Ángel Gómez-Manzaneque, Javier Viñuela, Óscar Frías, Javier Blasco, Juan Antonio Fargallo, Guillermo Blanco y Josetxo Aguirre, muchos demostraron su destreza con el cazamariposas, como Paola Laiolo, Liesbeth de Neve, Pablo Prieto, Eduardo de Juana, Pablo Vergara, Jesús Lémus, Luís, Victoria, Sabina y Eva Blasco, Ángela García, José Antonio Bardají, Óscar Cardiel, Luís Bolonio, Iris Cardiel, Julio y el Congui. Cristina de Félix agarró a la Venancia y se vino a Los Monegros, por lo que me salvó de perder varios nidos para la ciencia cuando mi furgoneta reventó. A José María Canudo “Cani” le pido perdón por llenarle de pulgas cada vez que nos veíamos, agradezco su esfuerzo en encontrar nidos y su enorme ayuda en la Hoya de Huesca. También siento que Sayago pasara más frío que en toda su vida, pero es necesario que esté presente en los grandes días. Manu Grande aguantó estoicamente mi verborrea y a pesar de romperme la escalera, tengo que agradecerle su compañía en la casa de Cinco Olivas. Aunque el objetivo de Txema Grandío era hacer fotos de los Monegros, le lié de tal forma con las visitas a los nidos que al final ni sacó la cámara. Pepe Tella, David Serrano, Javier Blasco, Álvaro Gajón y Rafa López, junto al resto de miembros del “Grupo Zaragoza”, me proporcionaron incontables datos sin los cuales no hubiera podido realizar parte de esta tesis.

A Juanto le agradezco sin barniz su inestimable ayuda con la estadística. Jaime Potti aportó valiosos comentarios, pero sobre todo me animó en un domingo negro. Carlota Viada no sólo me acompañó en la última correría por Los Monegros, su “aura” siempre me ayuda a soportar las tormentas mentales. Con Pablo Vergara aprendí a disfrutar de la gastronomía monegrina, además, su ayuda a distintos niveles ha sido crucial en numerosos momentos. También agradezco a Iñigo Espert, Juan de la Revilla, Carlos Ramírez y César Martín-Escudero que me sacaran de un profundo hoyo al que espero no volver jamás. A Cárlos Hernández, por su amistad “perruna” y por ser el ilustrador de todos los acontecimientos importantes de mi vida.

Este trabajo también ha sido posible gracias a una beca predoctoral concedida por la Universidad Complutense de Madrid y a la subvención del proyecto de investigación BOS2003-05066 por parte del Ministerio de Educación y Ciencia. Todos los miembros del Departamento de Zoología y Antropología Física me han prestado su ayuda cuando lo he necesitado, la verdad es que da gusto ir a la facultad. A mi querido Edu Ruíz, que lleva años compartiendo conmigo alegrías y tristezas. A Marcelo

Bertellotti, Andrea Marino, Ana Fazio y al resto amigos argentinos, que gracias a su cariño y a la catarsis del chinchulín, volví a España con fuerzas renovadas.

Una madrileña de casi pura cepa como yo, nunca habia “tenido” un pueblo. Los habitantes de Cinco Olivas me adoptaron como a una más y gracias a ello entiendo perfectamente el “maño”- aunque todavía no lo hablo con la suficiente soltura-. A Pepe Tella le agradezco que durante unos años me prestara a sus padres, Maria Luisa y José Luis, y a su pueblo, que ya también lo considero como mío. Maria Teresa y Manolo me proporcionaron todo el apoyo logístico y emocional que necesitaba en aquellos días, y un cariño que no creo que mereciera. Con el señor Antonio aprendí que la amistad no tiene edad. Él, con la sabiduría que sólo dan los años y la inteligencia, me transportó a Los Monegros de la guerra y de la posguerra, a la vida en los mases, a la agricultura tradicional. Aún así, nunca le perdonaré que se fuera tan pronto.

Y sobre todo, quiero mostrar mi eterna gratitud a los Donantes de Sangre. Sólo alguien que ha experimentado una transfusión, cuando ésta era absolutamente necesaria, sabe a qué me refiero.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco conceptual

Las historias vitales o estrategias vitales (*life histories*) se definen como los conjuntos de rasgos asociados a la variación en fecundidad y supervivencia a lo largo de la vida, conjuntos que habrían sido seleccionados evolutivamente para maximizar la eficacia biológica de los organismos, es decir, su contribución genética a las generaciones futuras (Lessells, 1991; Roff, 1992; Moreno, 2002). Constituyen, por lo tanto, un componente sustancial de la ecología evolutiva. Como los rasgos asociados a la reproducción tienen una repercusión directa en la eficacia biológica, su estudio es fundamental para entender la evolución de las historias vitales y las presiones selectivas que las determinan. Las aves han sido uno de los grupos de animales en los que más estudios sobre biología de la reproducción se han realizado, contribuyendo en gran medida al avance teórico y empírico de la ecología evolutiva. Concretamente, las obras de David Lack proporcionan un conjunto básico de hipótesis sobre biología de la reproducción, que han sido examinadas y discutidas desde entonces (Lack 1947, 1954, 1966, 1968). Los estudios sobre la reproducción se han abordado desde numerosos aspectos ecológicos y comportamentales, por ejemplo determinando las variaciones en la fenología de la reproducción, el tamaño de puesta, estrategias de inversión parental sobre la pollada, el sistema de emparejamiento (monogamia vs. poligamia), el sistema social de nidificación, tasa de dispersión, etc. (Lessells, 1991; Roff, 1992). Estas variaciones, encontradas en especies, poblaciones o individuos, se deben a los compromisos existentes entre la selección de estrategias óptimas (o *toma de decisiones* individuales) y las restricciones causadas por las presiones selectivas a las que se encuentran sometidos (Moreno, 2002). Las presiones selectivas pueden ser de distinta naturaleza, desde las relacionadas con la limitación de recursos (escasez de alimento o de lugares de nidificación), la competencia interespecífica o el efecto de determinados parásitos y patógenos, hasta las condiciones meteorológicas y la presión de depredación (Newton, 1998). Todos estos factores ambientales pueden influir en la eficacia biológica y por lo tanto, pueden ser determinantes de las historias vitales de los organismos.

En esta tesis se abordan distintos aspectos de la ecología de la reproducción en una población de chova piquirroja (*Pyrhacorax pyrrhacorax*), combinando aspectos

relativos al individuo como la selección de los lugares de nidificación, las decisiones individuales de los reproductores en la dispersión o las consecuencias de la inversión parental en los pollos, y procesos poblacionales como el efecto de las presiones selectivas sobre los parámetros de la reproducción. Con esto, se pretende mejorar los conocimientos sobre ecología de la reproducción de la chova piquirroja, para poder contribuir a establecer las estrategias y las preferencias de conservación futuras.

Especie objeto de estudio

La chova piquirroja (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*) pertenece a un género de la familia Corvidae, Orden Passeriformes, con sólo dos especies (la otra es la chova piquigualda *Pyrrhonorax graculus*). Su área de distribución es amplia, pero fragmentada, sobre latitudes medias y bajas del Paleártico y áreas montañosas de Etiopía (Bignal, 1994). En la Península Ibérica, la subespecie *erythrorhamphus* ocupa los principales sistemas montañosos, aunque es posible encontrar poblaciones costeras en Galicia, Asturias, Cantabria y Levante, así como otras poblaciones no asociadas a sistemas montañosos, por ejemplo en el valle del Ebro, en Segovia, en el Sureste de Madrid o en las ramblas de la Hoya de Guadix (Blanco, 2003). Se encuentra en la categoría de Casi Amenazada en el nuevo Libro Rojo de las Aves de España, debido a las tendencias regresivas detectadas durante las últimas décadas en las poblaciones mejor conocidas y a la aparente desaparición en otras regiones (Blanco, 2004). La pérdida de hábitat de alimentación debido al abandono e intensificación de la agricultura y la reducción de la ganadería extensiva junto con la construcción de infraestructuras y la urbanización, son las principales amenazas para la especie y las causas del declive detectado (Blanco, 2004).

Las poblaciones de chova piquirroja son básicamente sedentarias, aunque los individuos no reproductores (jóvenes de hasta tres años) pueden realizar movimientos dispersivos. La nidificación tiene lugar en el interior de cuevas, grietas y cavidades de zonas de montaña o cortados fluviales, y en otras estructuras similares a cuevas, como construcciones abandonadas, puentes, edificios históricos, etc. (Blanco, 2003). Los principales tipos de hábitat donde la especie se alimenta son pastizales de montaña, zonas de vegetación baja mediterránea y áreas de usos agro-ganaderos tradicionales,

como cultivos de secano con altos índices de barbecho y márgenes de vegetación natural (Blanco, 2004). La dieta está muy especializada en invertebrados hipógeos, que son desenterrados con el pico, por lo que las chovas sólo pueden encontrar alimento en zonas de vegetación rala o suelo desnudo, si bien localmente pueden consumir frutos y grano (Blanco, 2004). Durante el invierno se alimentan en bandos y forman dormitorios comunales integrados por todas las aves jóvenes que forman la población no reproductora, más una proporción variable de las parejas reproductoras en función de las condiciones meteorológicas y de la distribución de los lugares de nidificación (Blanco *et al.*, 1993). La función social de los dormitorios y bandos es importante por sus implicaciones en el emparejamiento, reclutamiento reproductor y supervivencia (Blanco y Tella, 1999). Durante la temporada reproductora los dormitorios comunales suelen estar integrados principalmente por individuos no reproductores (Blanco *et al.*, 1993) aunque en ocasiones el lugar utilizado como dormitorio comunal, por ejemplo parideras de ovejas, puede ser también usado por las parejas reproductoras como lugar de nidificación.

La disponibilidad de hábitat de nidificación y de alimentación es el principal determinante del sistema social de nidificación en esta especie (Blanco *et al.*, 1998a, 1999). En áreas con hábitat de alimentación de buena calidad y una alta disponibilidad de lugares de nidificación, las parejas se reproducen aisladas y mantienen territorios exclusivos durante todo el año. En cambio, en lugares con hábitat de alimentación de calidad pero con escasez de lugares de nidificación se forman *agregaciones* de parejas reproductoras de tamaño variable que comparten territorio, por ejemplo corrales abandonados. La utilización de cortados con una alta disponibilidad de lugares de nidificación, pero que se localizan a una cierta distancia de los hábitat de alimentación óptimos, también favorece la agregación de parejas, con organización en bandos junto a no reproductores para la búsqueda de alimento durante la temporada reproductora (Blanco, 2004). En el caso de esta especie, existe una gran flexibilidad en la selección del sistema social de nidificación que puede ser una ventaja en el caso de limitación de recursos. En esta tesis se ha utilizado el término *agregación* para aquellos lugares en los que hay varias parejas reproductoras, no se ha utilizado el término *colonia* ya que no es seguro que los individuos se agregen activamente, sino que puede ser el resultado de la escasez de lugares de nidificación lo que les lleve a la necesidad de compartirlos.

Es una especie de vida larga (la edad media de los reproductores es de 6 años, aunque se han encontrado individuos con una edad mínima de 19 años), con dimorfismo sexual en cuanto a tamaño (los machos son un 8% más grandes que las hembras). Su tamaño de puesta modal es de cinco huevos, que son incubados una media de 23 días. Los pollos comienzan a realizar vuelos cortos con 35-40 días y se emancipan a los dos meses de edad, momento en el que se integran en los bandos y dormideros comunales (obs. pers.).

Población estudiada

El estudio se llevó a cabo en el valle del Ebro, dentro de la Comunidad Autónoma de Aragón. Es una planicie árida situada a 300-360 m.s.n.m., ocupada principalmente por cultivos de cereal de secano con manchas de vegetación natural xerófila y algunas zonas de regadío. El área de estudio (de alrededor de 10.000 Km²) comprende la mayor parte de la distribución geográfica de la chova en el valle del Ebro (Blanco *et al.*, 1997) incluyendo las áreas utilizadas por los reproductores y no reproductores en sus movimientos dispersivos y de alimentación a lo largo del año (obs. pers.).

En esta región, la chova piquirroja utiliza como lugar de nidificación y dormidero comunal exclusivamente edificios abandonados, principalmente casas de labor denominados *mases* en la zona de estudio, y corrales de ovejas (Blanco *et al.*, 1997). El uso de construcciones ha supuesto un incremento poblacional muy importante en el valle del Ebro, donde antes del abandono de miles de edificios debido a la mecanización de las labores agrícolas en las décadas de los sesenta y setenta, la especie se reproducía de forma escasa en cortados de arcillas y yesos (Blanco, 2004). En la actualidad la población se mantiene estable (Blanco, 2007) y presenta una distribución no aleatoria de los lugares de nidificación, ya que depende de la disponibilidad de edificios adecuados situados en hábitat de alimentación favorable (Blanco *et al.*, 1997, 1998a, b; Capítulo 2). En función de dicha disponibilidad, en la población se pueden encontrar parejas solitarias, que no comparten su edificio y mantienen territorios exclusivos durante todo el año (sistema social de nidificación territorial) y parejas que

comparten edificio y territorio (sistema social de nidificación agregado). Por lo general, los individuos territoriales son de mayor edad que los agregados (obs. pers.).

Métodos generales

Para la elaboración de esta tesis, se ha contado con los datos de anillamiento de pollos, reproductores y no reproductores en dormidero realizados en el Valle del Ebro desde 1985 hasta 2002, y que han sido proporcionados por Guillermo Blanco y el Grupo de Anillamiento Zaragoza. Entre 2003-2005, el trabajo de campo fuera de la temporada de reproducción consistió en marcar con anillas de metal y de lectura a distancia a parejas reproductoras en sus lugares de nidificación y a individuos no reproductores en dormideros comunales. En temporada de reproducción se visitó el mayor número posible de edificios cada año, con el fin de censar las parejas reproductoras, localizar individuos marcados, registrar las características de los nidos y los edificios y situar los dormideros comunales. En los edificios ocupados se realizó el seguimiento de distintos parámetros de la reproducción y se marcaron los pollos con anillas de metal y de lectura a distancia. Se efectuó un seguimiento mensual de cada dormidero para registrar el número de individuos presentes en distintos periodos a lo largo del año y leer las anillas de los ejemplares marcados. Entre enero y abril de 2006 se continuó con las capturas en dormideros y lugares de nidificación, se realizó un seguimiento mensual de los dormideros, se visitaron los edificios ocupados por parejas reproductoras para localizar individuos marcados y se anillaron los pollos de más de 10 días.

Estructura y contenido de la tesis

La tesis se ha estructurado en diversos capítulos: en el Capítulo 1 se han examinado las variables implicadas en la variación de la asincronía de eclosión. Del mismo modo se ha explorado la variación en la respuesta inmune, en el peso y en el tamaño estructural. Para ello se ha considerado la influencia de la asincronía de eclosión y de otras variables relacionadas con las decisiones parentales. En el Capítulo 2 se ha evaluado el efecto de múltiples factores limitantes, de naturaleza variable, que podrían actuar simultáneamente sobre los distintos parámetros de la reproducción, con el fin de valorar su contribución relativa a diferentes escalas, en áreas particulares y en un

contexto poblacional. En el Capítulo 3 se ha evaluado la influencia de las características de los lugares de nidificación y de los nidos sobre la depredación. En el Capítulo 4 se han examinado simultáneamente características individuales, sociales y ambientales que podrían influir en las decisiones de dispersión de los individuos que se reproducen por primera vez y en la selección de un determinado lugar de nidificación. En el Capítulo 5 se abordan conjuntamente los fenómenos de fidelidad (a la pareja y al lugar de nidificación) y de dispersión reproductora (cambios de localidad entre años en individuos reproductores).

OBJETIVOS GENERALES

Los objetivos generales de este estudio son:

1.- Explorar las causas y consecuencias de la asincronía de eclosión y de la inversión parental en el tamaño, la condición y la inmunocompetencia de los pollos (Capítulo 1).

2.- Determinar cuales son las presiones selectivas a las que se encuentran sometida la población de chova piquirroja del Valle del Ebro y el efecto de éstas sobre los parámetros de la reproducción (Capítulo 2).

3.- Evaluar la importancia de las características del microhábitat de nidificación, y de las variables sociales, poblacionales y ambientales que influyen en la depredación de los nidos (Capítulo 3).

4.- Examinar los factores que determinan las decisiones individuales en cuanto a la dispersión natal y la selección del lugar de nidificación y las causas de las mismas (Capítulo 4).

5.- Determinar el grado de fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación y las causas de estos procesos (Capítulo 5).



Asincronía de eclosión e inversión parental en tamaño, condición e inmunocompetencia en pollos de chova piquirroja

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las aves altriciales los huevos de una misma puesta no eclosionan simultáneamente, sino en un periodo de tiempo variable, lo que generalmente indica que la incubación ha comenzado antes de terminar la puesta (Clark y Wilson, 1981; Stolessen y Beissinger, 1995). La consecuencia principal de este hecho es el establecimiento de asincronías de eclosión con implicaciones en la creación de jerarquías de edades y tamaños en una misma pollada (Mock y Parker, 1997). Estos fenómenos pueden estar asociados con una mortalidad diferencial, tanto obligada como facultativa, así como con diferencias en la condición física y en el estado general de salud, pudiendo tener relevancia en la supervivencia inmediata y en la eficacia biológica del individuo (Magrath, 1991; Mock y Parker, 1997; Lindström, 1999).

Los estudios relacionados con la variación fenotípica entre hermanos debido a la asincronía de eclosión y su consiguiente formación de jerarquías dentro de la pollada, han evaluado diferentes variables individuales, tales como peso, crecimiento, tamaño estructural y niveles de estrés de los pollos (Slagsvold *et al.*, 1995; Krebs, 1999; Massemin *et al.*, 2002; Blanco *et al.*, 2006). Otros estudios han explorado las repercusiones futuras de la asincronía, por ejemplo los efectos sobre la dispersión natal (Altwegg *et al.*, 2000), la tasa de reclutamiento en la población reproductora (Amundsen y Slagsvold, 1998) y la supervivencia juvenil (Krebs, 1999). El sistema inmune es uno de los componentes más importantes relacionados con la condición física, la supervivencia y la eficacia biológica de las aves (Starck y Ricklefs, 1998; Tella *et al.*, 2000a; Cichón y Dubiec, 2005). De hecho, la capacidad de respuesta inmune mediada por células T puede ser un valioso indicador de la calidad individual general (Tella *et al.*, 2002; Cichón y Dubiec, 2005). Se conocen un gran número de variables involucradas en la inmunocompetencia, tanto a escala genética (Johnsen *et al.*, 2000) como ambiental (Tella *et al.*, 2000b); sin embargo, la información disponible sobre los diferentes mecanismos de inversión parental a través de la asincronía de eclosión y sus

efectos sobre la inmunocompetencia de la descendencia es todavía escasa (Blanco *et al.*, 2006; Martín-Vivaldi *et al.*, 2006).

En este capítulo se han examinado las variables implicadas en la variación de la asincronía de eclosión, además de sus posibles causas y consecuencias en polladas de chova piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Para ello, también se ha examinado la variación en la respuesta inmune, el peso y el tamaño estructural de los pollos, considerando la influencia de la asincronía de eclosión y de otras variables relacionadas con la inversión parental. Concretamente, se ha evaluado si la respuesta inmune difiere entre hermanos atendiendo a las características individuales, incluyendo sexo, posición en la jerarquía, condición física, peso del huevo del que proceden, etc., de manera que la calidad inmunológica de los pollos dependa directamente de variables intrínsecas y su interacción con la inversión diferencial de los padres en su descendencia, o que más bien se puedan encontrar diferencias entre distintas polladas. Esto último puede ocurrir siempre y cuando los progenitores (teniendo en cuenta su calidad, experiencia, edad y otros factores relacionados) traten de invertir de forma equitativa en todos los pollos de la nidada (Krebs, 1999). En este caso, las diferentes estrategias de inversión parental (especialmente la capacidad para producir puestas sincrónicas o asincrónicas) deberían reflejarse en diferencias entre distintas polladas más que en diferencias entre individuos de una misma pollada. Estas alternativas no son, sin embargo, excluyentes ya que la calidad de los pollos puede diferir dentro de la pollada, debido a la calidad de los reproductores en sus estrategias de inversión, y entre polladas, debido a la diferente calidad de los reproductores o de sus territorios en general. Hasta el momento, este es el primer estudio que valora ambas posibilidades simultáneamente mediante el análisis de los efectos de los diferentes grados de asincronía de eclosión sobre la capacidad de respuesta inmune.

MATERIAL Y MÉTODOS

Procedimientos generales

Este estudio se ha llevado a cabo en Los Monegros, en las zonas de Pina y Central (ver Capítulo 2). Durante la primavera de 2003 se visitaron regularmente 65 nidos escogidos al azar, con el fin de registrar la fecha de puesta del primer huevo y de los huevos sucesivos, teniendo en cuenta que el intervalo entre la puesta de huevos consecutivos es de aproximadamente día y medio (39.11 ± 7.41 horas, $n = 282$). En el momento de la puesta, los huevos se marcaron con tinta indeleble inocua para indicar la secuencia de puesta y se pesaron con una balanza electrónica (con un error de 0.1 g), anotándose finalmente el tamaño de puesta y el periodo de tiempo (en días) transcurrido en completar la puesta (periodo de puesta). Los huevos se categorizaron según su orden de puesta: primer huevo, huevos intermedios y último huevo, con el fin de eliminar el posible sesgo producido por los diferentes tamaños de puesta entre nidos (media \pm SE = 4.9 ± 0.9 huevos, rango: 2-6). La incubación en esta especie se realiza exclusivamente por las hembras y da comienzo una vez que han puesto una cantidad variable de huevos (de 3 a 6 huevos). Por lo tanto, se registró para cada nido el número de huevos con que se inició la incubación. Antes y durante las eclosiones de los huevos, se visitaron los nidos entre dos y tres veces al día, con el fin de asignar a cada huevo su correspondiente pollo y calcular el periodo de incubación. Los pollos se individualizaron en el momento de la eclosión pintando a cada uno las uñas de un color distinto con tinta inocua. Se registró el número de huevos perdidos durante la incubación, distinguiendo entre huevos depredados (cuando se encontraron restos con signos de haber sido consumidos o cuando desaparecieron del nido durante la incubación) y huevos inviables (tanto infértiles como con embrión muerto, comprobado *a posteriori* tras la necropsia del huevo). La depredación parcial de puestas es muy rara en esta especie (Blanco y Tella, 1997; este estudio) y los huevos inviables suelen ser retirados por los progenitores varios días después de la eclosión del resto de los huevos (Bignal y Withers, 1982; obs. pers.). Una vez eclosionados los huevos, se registró el número final de pollos nacidos (tamaño de pollada) y la fecha de eclosión del primer pollo del nido. Los pollos se categorizaron según su rango de eclosión: primer pollo, pollos intermedios y último pollo eclosionado, ya que el tamaño de pollada difiere entre nidos (media \pm SE = 4.1 ± 1.2 pollos, rango: 1-6) y podría afectar a su supervivencia. Cuando los pollos contaban

con 10 días fueron anillados. También se registró si hubo éxito completo de eclosión (asignando un 0 a las puestas en las que no eclosionan todos los huevos y un 1 a las puestas en las que eclosionan todos los huevos) y se contabilizó el número de huevos no eclosionados.

La asincronía de eclosión se definió como la diferencia en días entre las fechas de eclosión del primero y el último huevo. Se categorizó asignando un valor de 1 a todas aquellas puestas que eclosionaron en un día o menos (sincrónicas), 2 a aquellas puestas que eclosionaron en 2 días (parcialmente asincrónicas), 3 a las que eclosionaron en tres días (asincrónicas) y 4 a las que eclosionaron en cuatro días (altamente asincrónicas).

Cuando los pollos alcanzaron la edad de 25 ± 1.5 días, momento en el que ya se han estabilizado completamente sus estructuras esqueléticas (Blanco *et al.*, 1996; datos propios) y días antes de realizar los primeros vuelos en el interior del edificio, se les midió el tarso con un calibre digital (error 0.01mm) y se pesaron con una balanza electrónica (error 0.1g.). Se tomaron unas gotas de sangre de la vena braquial para determinar el sexo por procedimientos moleculares (Fridolfsson y Ellegren, 1999). La *sex-ratio* del nido fue calculada como la proporción de machos dentro de la pollada. También se registró si hubo reducción de pollada (asignando un 0 si sobreviven todos los pollos eclosionados ó 1 si no sobrevive algún pollo del nido) y se contabilizó el número de pollos muertos, distinguiendo las pérdidas producidas por inanición (pollos encontrados muertos en el nido, con un peso inferior al adecuado para su edad) o por depredación (pollos desaparecidos o presencia de restos en el nido y/o en los alrededores). Para valorar la capacidad de respuesta inmune de los pollos con 25 ± 1.5 días ($n = 92$), se midió el grado de respuesta inmune mediada por células T (CMI de aquí en adelante). Para ello se utilizó la técnica de la fitohematoglutinina (PHA), descrita por Smits *et al.* (1999), inyectando 0.1 ml de una solución de 2 mg. de PHA-P (Sigma) en 1ml de buffer fosfato salino en un lugar marcado del patagio alar. El grosor del lugar marcado fue medido tres veces con un micrómetro digital (con una precisión de 0.001) antes de la inyección y 24 horas después. La repetibilidad de la medida inicial ($F_{91, 184} = 420.5$ $p < 0.0001$) y la final ($F_{91, 184} = 396.39$, $p < 0.0001$) fue alta (Lessells y Boag, 2004), de esta forma, la CMI se calculó como la diferencia entre la media de la segunda medida y de la media de la primera medida (Smits *et al.*, 1999).

Análisis estadísticos

El grado de asincronía de eclosión de los nidos estudiados mostró una distribución de Poisson ($\chi^2_3 = 6.75$, $P > 0.05$), por lo que esta variable se analizó utilizando un modelo lineal generalizado (GLIM) con error Poisson y función *log*. Como variables exploratorias del modelo se incluyó como factor fijo la existencia (1) o no (0) de éxito completo de eclosión y como covariables, fecha de puesta, periodo de puesta, tamaño de puesta con la que se inicia la incubación, tamaño de puesta final, fecha de eclosión, número de huevos no eclosionados, tamaño de pollada, sex ratio, media y coeficiente de variación intra puesta del peso del huevo. Las diferencias entre nidos con distinto grado de asincronía se valoraron también considerando sólo dos categorías de asincronía, es decir, nidos sincrónicos (0) vs asincrónicos (1) (categorías agrupadas 2-4), analizándose mediante un modelo lineal generalizado (GLIM) con error binomial y función *logit*, con las mismas variables exploratorias del modelo anterior.

Con el fin de valorar si la asincronía de eclosión (nidos sincrónicos o asincrónicos) se relaciona con las condiciones ambientales y la calidad de las áreas de alimentación, se determinó la distancia al nido más cercano, analizándose las diferencias en la categoría de asincronía de eclosión entre las polladas de los nidos más cercanos usando un test de los signos (asignando un 0 a puestas sincrónicas y un 1 a las asincrónicas). Se realizó el mismo análisis pero sólo con las polladas de aquellas parejas que comparten parte de su área de alimentación o territorio (ver Capítulo 2), es decir, parejas que nidifican a menos de 2 Km una de otra (Blanco *et al.*, 1997; Capítulo 2). Estos 2 Km corresponden al radio del área media utilizada por una pareja durante el periodo reproductor (Bignal *et al.*, 1997; Capítulo 2).

Para analizar la CMI en función de la asincronía de eclosión y del resto de variables consideradas, se han utilizado modelos mixtos lineales generalizados con error normal y función *identity* (GLIMMIX macro de SAS, Littell *et al.*, 1996). Como se da el caso de que varias parejas comparten el mismo edificio y por tanto también el territorio (ver Introducción general y Capítulo 2), se ha incluido la identidad del edificio para controlar las diferencias entre las características los distintos edificios y de las distintas áreas de alimentación. Con el fin de evitar la pseudorreplicación, ya que se incluyen en el modelo características de pollos hermanos pertenecientes al mismo nido,

también se ha incluido como factor aleatorio la identidad del nido. Como variables exploratorias del modelo se han incluido factores fijos como la categoría del huevo, el éxito completo de eclosión de la pollada, la categoría del pollo, la existencia de reducción de pollada (si ha muerto algún pollo del nido), sexo y grado de asincronía de eclosión. Como covariables se han incluido la fecha de puesta, orden de puesta y eclosión, tamaño de puesta, peso del huevo, días de incubación, número de huevos no eclosionados, tamaño de pollada, sex-ratio y número de pollos volados, además de la edad y el peso de los pollos en el momento de realizar la prueba de PHA. También se incluyó la longitud del tarso como variable forzada a permanecer en el modelo, para controlar por la influencia del tamaño estructural sobre el peso del pollo.

En dos modelos adicionales (con error normal y función *identity*) se ha analizado la variación del peso y el tarso en el momento de realizar la prueba de la PHA (25 días de edad), para evaluar con más detalle los mecanismos de inversión parental sobre la descendencia. A esta edad se alcanza la asíntota de incremento del peso y se estabiliza el crecimiento de las estructuras esqueléticas (datos propios). En estos análisis se han incluido como factores fijos la categoría del huevo, éxito completo de eclosión, categoría del pollo, existencia de reducción de pollada, sexo y grado de asincronía de eclosión. La fecha de puesta, orden de puesta y eclosión, tamaño de puesta, peso del huevo, días de incubación, número de huevos no eclosionados, tamaño de pollada, sex-ratio, número de pollos volados y edad exacta se incluyeron como covariables. Por último, se incluyeron como factores aleatorios el nido y el edificio de nidificación.

Se ha tomado como referencia el criterio de información de Akaike corregido (AICc) con el fin de identificar las mejores aproximaciones estadísticas, que son los mejores modelos que explican las variables respuesta y son seleccionados entre un conjunto de candidatos alternativos (Anderson *et al.*, 2000; Burnham y Anderson, 1998). Este criterio de información identifica los modelos teniendo en cuenta la mayor variación con el menor número de variables, de forma que valores bajos de AICc indican una mejor aproximación (Boyce *et al.*, 2002). Los modelos fueron categorizados según las diferencias (ΔAICc) entre el AICc de un modelo dado y el AICc del mejor modelo (modelo con valor más bajo de AICc). Aquellos modelos con menos de 2 puntos de AICc de diferencia fueron considerados como igualmente probables (Buckland *et al.*, 1997; Burnham y Anderson, 2002).

Para elaborar los modelos, se ha probado el efecto de las variables exploratorias sobre la variable dependiente, añadiendo las variables y sus interacciones, comprobando su significatividad y seleccionando los modelos según los valores de AICc. Los modelos propuestos son aquellos en los que todas las variables son significativas y presentan un significado biológico. También se calculó el peso de cada modelo propuesto de acuerdo a la fórmula $\text{peso}_i = \exp(-0.5\Delta\text{AICc}) / \sum \Delta\text{AICc}$ (Burnham y Anderson, 1998). Los pesos de todos los modelos propuestos suman 1 por definición, y los modelos de mayor peso indican un mayor poder explicatorio (Burnham y Anderson, 1998; Johnson y Omland, 2004). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS 2001 Institute Inc., Cary, North Carolina). Los grados de libertad se calcularon según el método Satterwaite. La comparación de las medias de los factores incluidos en los modelos y sus interacciones se realizó con el procedimiento LSMEANS de SAS (1990).

RESULTADOS

Éxito de eclosión

Los pollos de chova piquirroja eclosionaron siguiendo estrictamente el orden de puesta del huevo ($r_s = 0.99$, $p < 0.0001$, $n = 181$). En 44 de los 65 nidos estudiados (67.6 %) no eclosionaron todos los huevos del nido. En estos nidos ($n = 65$), 101 (35.6 %) de los 282 huevos controlados no llegaron a eclosionar. Los fracasos de puestas completas fueron debidos principalmente a la depredación y en menor medida al abandono de la puesta (Tabla 1), como consecuencia, en algunos casos, de reiteradas molestias debidas a las actividades de los pastores y agricultores que usan esporádicamente los edificios donde crían las chovas (obs. pers.). Tanto en puestas con eclosión sincrónica como asincrónica, la depredación parcial de la puesta fue muy reducida y se produjo siempre durante el periodo de puesta.

Existen diferencias significativas en las causas de fracasos en la eclosión entre puestas sincrónicas y asincrónicas, observándose una mayor proporción de huevos inviábiles frente a depredados en puestas sincrónicas (G-test, $\chi^2_1 = 3.98$ $p = 0.041$, Tabla 1). Los huevos no eclosionados no pertenecían a ninguna categoría de huevo en

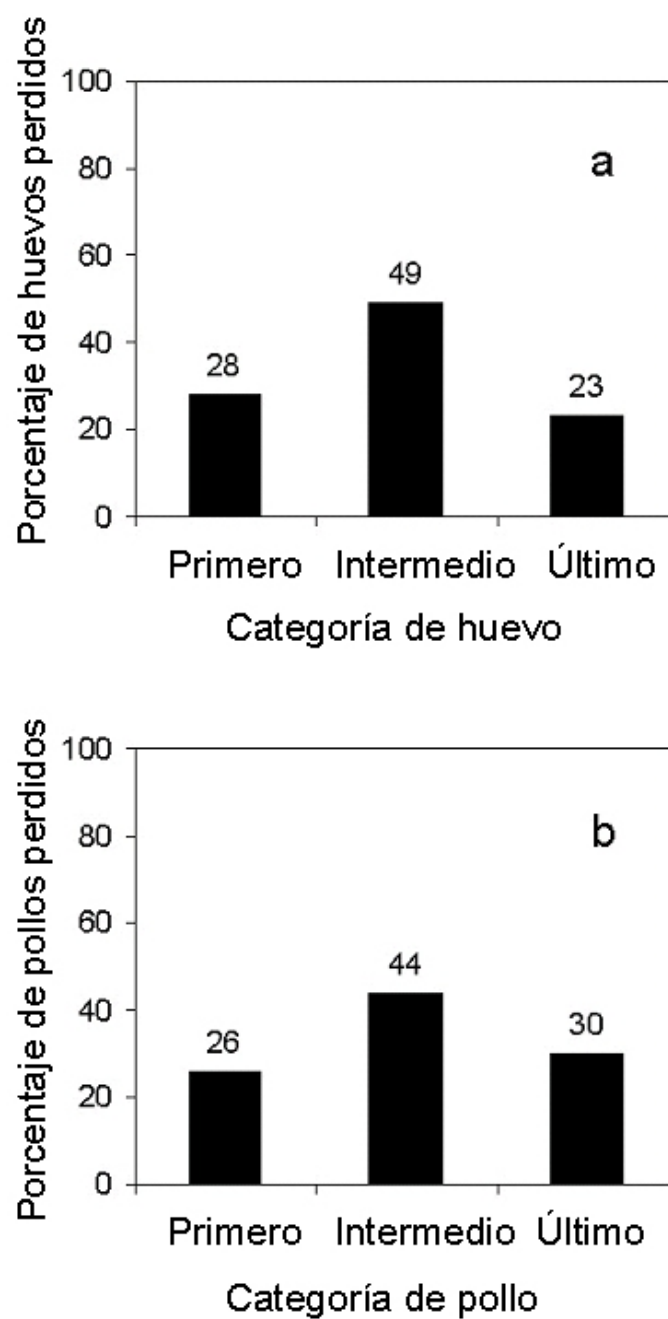
particular, tanto en puestas sincrónicas ($\chi^2_2 = 2.45$, $p = 0.29$ $n = 23$) como en asincrónicas ($\chi^2_2 = 2.5$, $p = 0.28$, $n = 20$), como en todos los nidos: $\chi^2_2 = 4.7$, $p = 0.09$, $n = 43$) (Fig 1a).

Tabla 1. Porcentaje de huevos y pollos incluidos en cada categoría de estatus de puesta/nidada y asincronía de eclosión (nidadas fracasadas, sincrónicas y asincrónicas); n = (indicado en las casillas de *Huevos* y *Pollos*) representa el número de huevos o pollos; entre paréntesis se muestran el número de nidos correspondientes a cada estatus.

	Huevos/pollos de nidos totalmente fracasados	Nidadas sincrónicas	Nidadas asincrónicas
	$n = 60$ (17)	$n = 58$ (15)	$n = 164$ (33)
<i>Huevos</i>			
Eclosionados	0	62.3 (15)	88.1 (33)
Abandonados	18.4 (3)	0	0
Depredados	81.6 (14)	3.1 (1)	3.4 (3)
No viables	*	34.6 (11)	8.5 (12)
	$n = 60$ (17)	$n = 36$ (15)	$n = 145$ (33)
<i>Pollos</i>			
Volados	0	41.6 (9)	53.1 (22)
Depredados	81.6 (14)	13.8 (2)	35.2 (7)
Muertos por inanición	18.4 (3)	44.6 (4)	11.7 (4)

* Indistinguibles del abandono

Figura 1. Proporción de huevos (a) y pollos (b) perdidos de cada categoría de huevo (según rango de puesta) y de pollo (según rango de eclosión).



Asincronía de eclosión y reducción de pollada

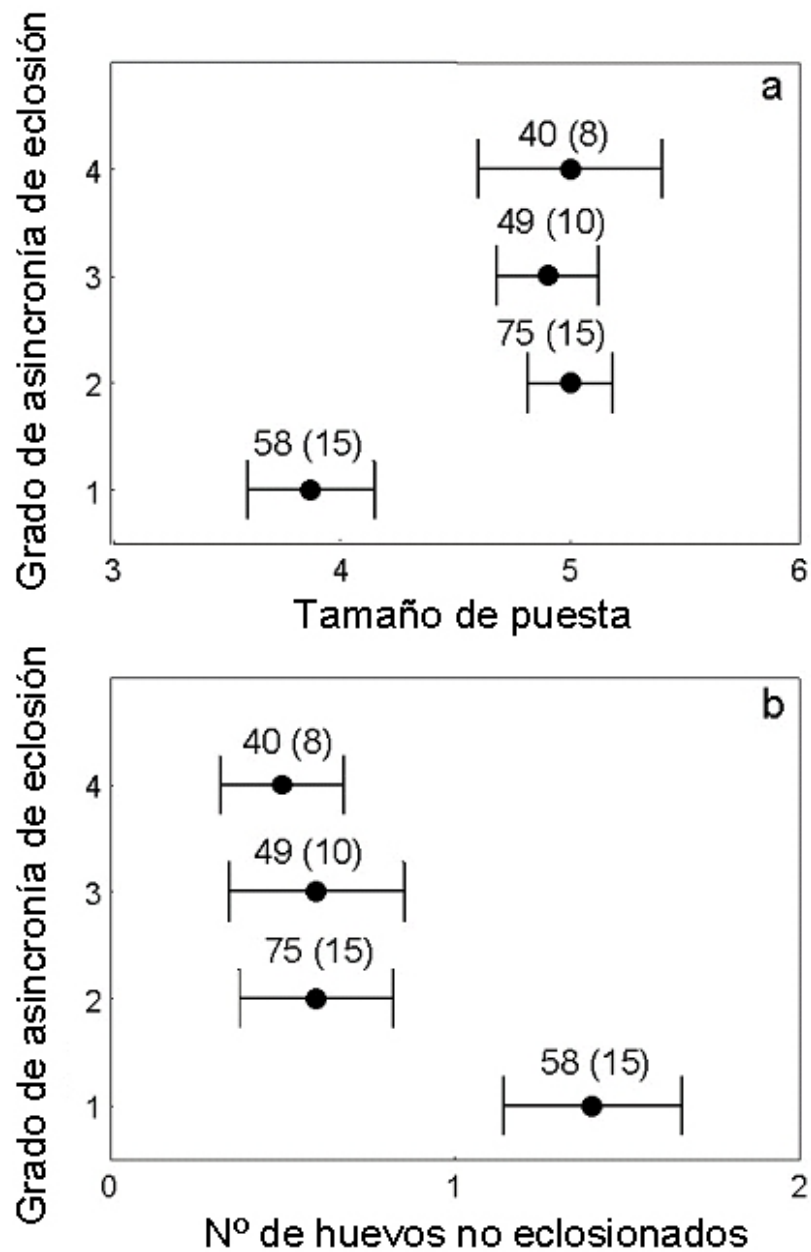
La asincronía de eclosión fue estudiada en 181 pollos de 48 nidos distintos, en 15 de los cuales (31.2%) eclosionaron todos los pollos en un día o menos, en otros 15 nidos (31.2 %) en dos días, en 10 nidos (20.8%) en tres días y en 8 nidos (16.8%) en cuatro días. El grado de asincronía de eclosión fue explicado (ver Tabla 2) por el tamaño de la puesta (estima = 0.1944 ± 0.0633 , $F_{1,45} = 9.41$, $p = 0.003$) y por el número de huevos no eclosionados en cada nido (estima = -0.1987 ± 0.0712 , $F_{1,45} = 7.77$, $p = 0.007$, desviación original explicada del modelo = 38.3%), aunque un modelo alternativo incluyendo solo el número de huevos no eclosionados en cada nido resultó igualmente probable (Tabla 2). Los nidos con mayor tamaño de puesta son aquellos que presentan un mayor grado de asincronía (Fig. 2a) y en aquellos nidos con mayor número de huevos no eclosionados, las eclosiones fueron sincrónicas (Fig. 2b).

No se han encontrado diferencias significativas entre las tres categorías de asincronía consideradas (categorías 2, 3 y 4) en cuanto al tamaño de puesta (Kruskal Wallis, $H = 5.54$, $p = 0.13$, $n = 33$), el número de huevos no eclosionados ($H = 1.6$, $p = 0.6$, $n = 33$), el número de pollos muertos ($H = 7.36$, $p = 0.19$, $n = 33$) y el número de volantones ($H = 0.78$, $p = 0.99$, $n = 33$), por lo que las tres se han agrupado en una única categoría y se ha realizado un modelo adicional teniendo en cuenta los nidos sincrónicos frente a los asincrónicos. Los resultados de este análisis indican que la posibilidad de que la eclosión sea sincrónica o asincrónica depende, como en el modelo anterior, del tamaño de puesta (estima = 1.928 ± 0.684 , $F_{1,45} = 6.65$, $p = 0.01$) y del número de huevos no eclosionados (estima = -1.750 ± 0.684 , $F_{1,45} = 6.53$, $p = 0.01$, desviación original explicada del modelo = 47.5 %), aunque un modelo alternativo incluyendo sólo el número de huevos no eclosionados resultó casi igualmente probable (Tabla 2). En los nidos donde se produjo una eclosión sincrónica se observaron tamaños de puesta menores (3.86 ± 1.12 , $n = 15$) que en aquellos donde la eclosión fue asincrónica (4.96 ± 0.84 , $n = 33$). Además, la proporción en el número de huevos no eclosionados fue superior en puestas con eclosión sincrónica que en aquellas con eclosión asincrónica (ver Tabla 1).

Tabla 2. Categorías de los modelos usados para explicar la variación en la asincronía de eclosión, la respuesta inmune mediada por células T (CMI), el peso y la longitud del tarso en pollos de Chova Piquirroja. El modelo más probable presenta el valor de AICc menor. Los modelos igualmente probables son aquellos separados por menos de 2 puntos de AICc ($\Delta AICc < 2$) del modelo más probable. El signo de la tendencia se muestra entre paréntesis. El peso del modelo indica el poder explicatorio del mismo. Los pesos de todos los modelos propuestos suman 1 por definición.

Modelos	Modelos propuestos	AICc	$\Delta AICc$	Peso
Grado de asincronía				
de eclosión (HAD)	<i>Tamaño de puesta (+)Nº de huevos no eclosionados (-)</i>	67.1	0	0.65
	<i>Nº de huevos no eclosionados (-)</i>	69.8	2.7	0.17
	Tamaño de puesta (+)	70.3	3.2	0.13
	Fecha de puesta (-)	72.5	5.4	0.04
	Fecha de puesta (-) Nº de huevos no eclosionados (-)	74.8	7.7	0.01
Puestas sincrónicas				
vs asincrónicas	Tamaño de puesta (+)Nº de huevos no eclosionados (-)	223.8	0	0.64
	Nº de huevos no eclosionados (-)	226.1	2.3	0.20
	Tamaño de puesta (+)	227.4	3.6	0.11
	Fecha de puesta (-)	228.9	5.1	0.05
	Fecha de puesta (-) Nº de huevos no eclosionados (-)	244.6	20.8	0
CMI				
	HAD (+)condición corporal (+) fecha de puesta (-)	258.3	0	1
	HAD (+) condición corporal (+)	269.1	10.8	0
	Fecha de puesta (-)	275.1	16.8	0
	Peso del huevo (+)	289.6	31.3	0
Peso del pollo (g)	Sexo (-)	844.1	-	1
Longitud del tarso (mm)	Sexo(-)	318.0	-	1

Figura 2. Relación entre grado de asincronía de eclosión y (a) tamaño de puesta y (b) número de huevos no eclosionados en nidos de chova. Tamaño muestral, i.e. número de huevos, se muestra sobre las barras; el número de nidos se encuentran indicados entre paréntesis. Las barras representan media \pm error estandar.



En el 87 % (n = 42) de los nidos se observó reducción de pollada, afectando aproximadamente a la mitad de los pollos eclosionados (49.5 %, n = 181) que murieron antes de alcanzar los 25 días de edad (Tabla 1). Los pollos pertenecientes a nidos sincrónicos murieron por inanición con mayor frecuencia que en nidos asincrónicos (Tabla 1), pero debido al insuficiente tamaño muestral en algunas de las categorías, estas diferencias tan aparentes no pudieron ser testadas estadísticamente de forma adecuada. No se encontraron diferencias significativas en la categoría de los pollos que murieron en el nido, tanto en nidos sincrónicos ($\chi^2_2 = 0.28$, $p = 0.86$, $n = 21$) como en asincrónicos ($\chi^2_2 = 5.2$, $p = 0.07$, $n = 68$), como en todos los nidos en conjunto ($\chi^2_2 = 4.6$, $p = 0.1$, $n = 89$) (Figura 1b) y para cada tamaño de pollada en el momento de la eclosión (Análisis Log-linear, todos $P > 0.05$). Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en la asincronía de eclosión (sincrónicos o asincrónicos) entre puestas de parejas vecinas (t-sign, $Z = 4.47$, $p = 0.0008$, $n = 34$). También aquellas parejas que comparten parcialmente su territorio presentan puestas con diferente asincronía de eclosión (t-sign, $Z = 4.8$, $p < 0.0001$, $n = 25$).

Respuesta inmune mediada por células T

La prueba de la PHA se realizó a los 92 de 181 pollos eclosionados (50.5%) que superaron la edad de 25 ± 1.5 días, pertenecientes a 31 de los nidos estudiados. La media de la CMI de los pollos estudiados fue de 1.54 ± 1.01 mm ($n = 92$). Los resultados de los modelos mixtos lineales generalizados obtenidos para explicar la variación de la CMI, peso y tarso de los pollos se muestran en la Tabla 2. La capacidad de respuesta inmune mostró una variación significativa entre polladas debido a la asincronía de eclosión (los nidos asincrónicos tienen una CMI mayor que los sincrónicos, Fig. 3) y la fecha de puesta (la CMI incrementa según avanza la estación reproductora, Tabla 3).

Además, la variación de la CMI dentro de la pollada se relacionó con el peso del pollo, controlado por su tamaño estructural medido por el tarso (condición física) que fue forzado a entrar en el modelo (Tabla 3), después de controlar por los efectos del nido (*log-likelihood test*, $\chi^2_1 = 28.34$, $p < 0.0001$). La identidad del edificio de nidificación no se mostró significativo en ningún modelo (*log-likelihood test*, $p = 0.3$), pero se mantuvo en todos ellos para controlar la pseudorreplicación. La interpretación

de los resultados fue la misma excluyendo la longitud del tarso del modelo (cuyo efecto no fue significativo). Se encontraron diferencias significativas en la CMI entre los nidos sincrónicos y las diferentes categorías de nidos asincrónicos (LSMEANS, estimate \pm SE= -0.7966 ± 0.3078 , $t = -2.59$, $p = 0.01$; -0.7966 ± 0.3078 , $t = -2.64$, $p = 0.009$; -0.6195 ± 0.3464 , $t = -1.94$, $p = 0.05$ respectivamente para las categorías de asincronía 2, 3 y 4). Este modelo explicó el 31% de la desviación original. Ni el sexo, categoría (Fig. 4a), edad del pollo, además de sus interacciones y el resto de variables analizadas junto con sus interacciones, se asociaron significativamente a la variación de la CMI.

Figura 3. Relación entre la respuesta inmune mediada por células T de los pollos de chova y el grado de asincronía de eclosión de sus nidadas. Tamaño de muestra, i.e. número de pollos, se muestra sobre las barras; el número de nidos se encuentran indicados entre paréntesis. Las barras representan media \pm error estándar.

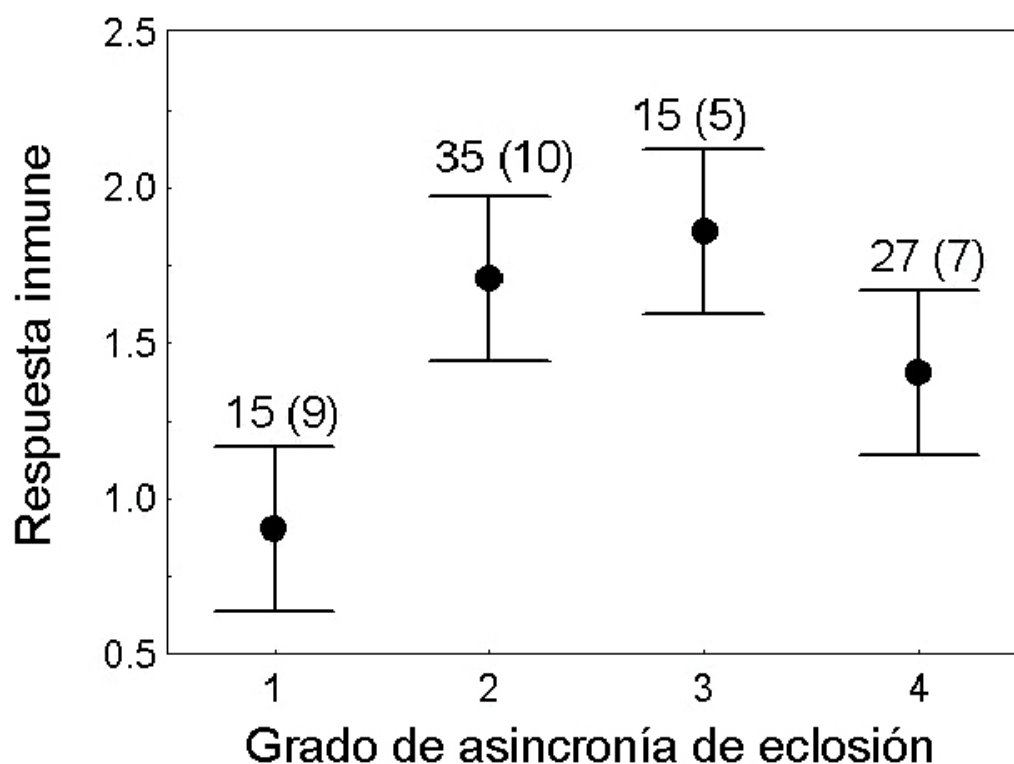
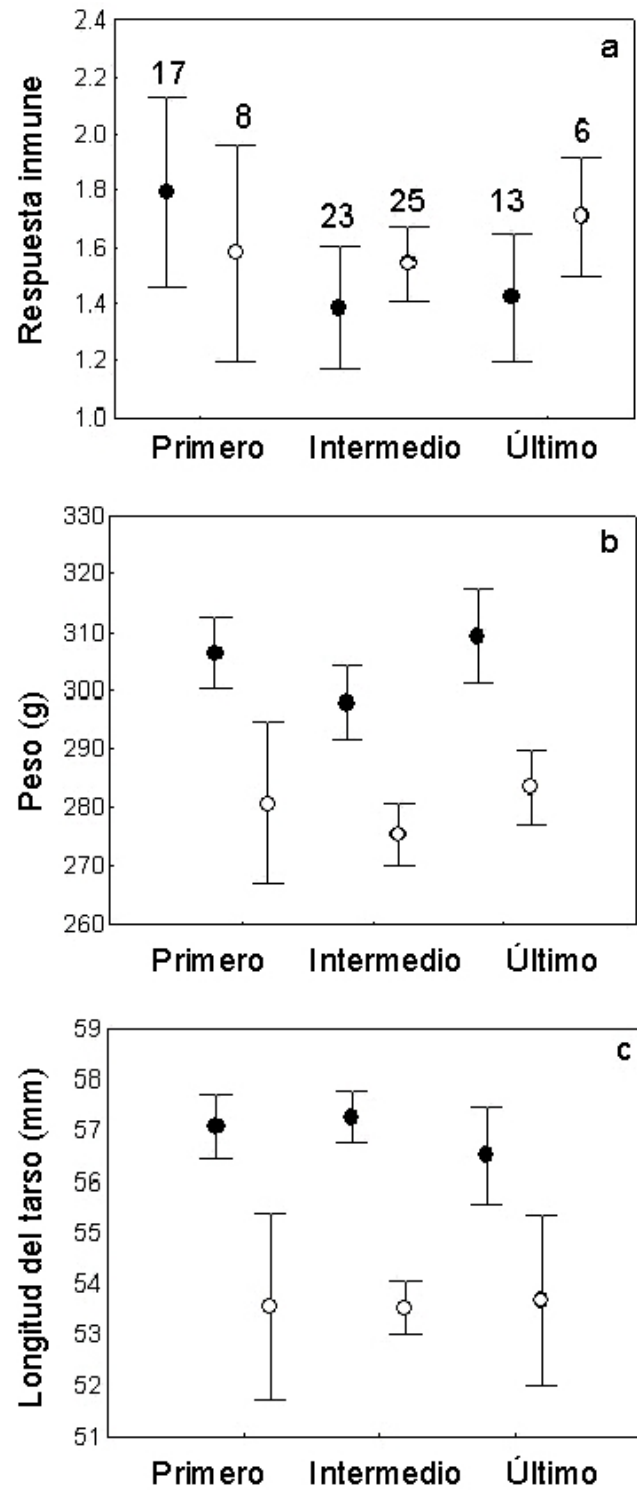


Tabla 3. Resultados de los análisis GLIMMIX con error normal y función link identity de la respuesta inmune mediada por células T. Las estimas de los parámetros para los niveles de asincronía de eclosión y sus errores estandar (entre paréntesis) fueron calculados considerando un valor de referencia del grado de asincronía 4 (altamente asincrónico).

Variable	Estima (SE)	F	g.l	p
Sincrónicas	-0.6795 (0.3564)	2.90	3,85	0.0397
Parcialmente asincrónicas	0.1770 (0.0238)			
Asincrónicas	0.3295 (0.0191)			
Peso	0.0089 (0.0032)	7.24	1,85	0.0086
Longitud del tarso	-0.0397 (0.0495)	0.65	1,85	0.4236
Fecha de puesta	0.0735 (0.0164)	19.91	1,85	<0.001

Un modelo adicional para evaluar los factores determinantes en la variación del peso de los pollos en el momento de realizar la prueba de la PHA reveló como variables significativas el efecto del nido (factor aleatorio, *log-likelihood test*, $\chi^2_1 = 24.14$, $p < 0.0001$) y el sexo del pollo (ver Tabla 2) (estima = -30.83 ± 4.62 , $F_{1,60} = 44.4$, $p < 0.001$; Fig. 4b). La identidad del edificio de nidificación no se mostró significativo en ningún modelo (*log-likelihood test*, todos $P > 0.4$), pero se mantuvo en todos ellos para controlar la pseudorreplicación. Este modelo explica el 75% de la desviación original. La variación en la longitud del tarso en pollos estuvo también determinada por el sexo del pollo (estima = 3.488 ± 0.262 , $F_{1,60} = 167.02$, $p < 0.001$) y del nido (factor aleatorio, *log-likelihood test*, $\chi^2_1 = 53.59$, $p < 0.0001$). Este modelo explica el 78% de la desviación original. La categoría del pollo (según el rango de eclosión) (Fig. 4c), la edad del pollo y otras variables junto a sus interacciones no se asociaron significativamente a la variación del peso y del tarso.

Figura 4. Relación entre la categoría de pollo y (a) respuesta inmune mediada por células T, (b) peso y (c) longitud del tarso en pollos de chova. Simbolos negros representan machos y blancos representan hembras. El tamaño muestral en (a), (i.e. número de pollos) se muestra sobre las barras y es el mismo para (b) y (c). Las barras representan media \pm error estandar.



DISCUSIÓN

Entre los factores mas importantes que determinan el tamaño de puesta y el número de huevos no eclosionados, destacan los relacionados con la calidad parental, tales como la condición corporal de los padres, el estado de salud, el esfuerzo de los machos por cebar a la hembra antes y durante la puesta de los huevos, el efecto de la edad sobre la fertilidad, la capacidad de producción de huevos y la experiencia en la reproducción (Clutton-Brock, 1991; Price, 1998). En la chova, las parejas con polladas de eclosión sincrónica tienen un tamaño de puesta menor que la moda (cinco huevos, Fig. 2.a, ver también Blanco *et al.*, 1998a), así como, comparativamente, una alta proporción de huevos inviables y de pollos muertos por inanición (Tabla 1). Aunque varios estudios muestran que la asincronía de eclosión se debe a la necesidad de producir diferencias fenotípicas entre hermanos (ver revisión en Laaksonen, 2004), la variación en la asincronía de eclosión en la chova podría ser una evidencia indirecta de la calidad parental, con consecuencias similares en toda la pollada; reproductores de baja calidad producen puestas pequeñas con una alta proporción de huevos no viables y con una mayor probabilidad de eclosionar de forma sincrónica. Esta capacidad puede estar determinada por la calidad de los reproductores en términos de condición, edad, y experiencia, o por una combinación de estos y otros factores (Bignal *et al.*, 1997; Reid *et al.*, 2003a, b), más que en diferencias derivadas de las condiciones ambientales y de la calidad de los territorios, ya que existe una aparente homogeneidad en la composición de hábitat y estructura del área de estudio (Tella *et al.*, 1994; Blanco *et al.* 1998b). Esta hipótesis puede ser además apoyada gracias a los resultados obtenidos sobre las diferencias en la categoría de asincronía de eclosión encontradas entre parejas vecinas, compartiendo o no el mismo área de alimentación.

Las consecuencias de la asincronía de eclosión y la formación de jerarquías sobre la inmunocompetencia fueron valoradas midiendo la respuesta inmune mediada por células T. Numerosos estudios han mostrado que la CMI de los pollos puede verse influida por múltiples factores ambientales y parentales que han sido evaluados de forma independiente en muchas especies (revisión en Tella *et al.*, 2002), sin tener en cuenta la variación interanual en los factores ambientales (Jovani *et al.*, 2004). Para estudiar la respuesta inmune de los pollos de chova se ha analizado simultáneamente (I) factores familiares, usando índices indirectos de calidad parental y ambiental y (II)

inversión parental diferencial, analizando la formación de jerarquías de pollada a través de la asincronía de eclosión, con consecuencias potenciales sobre sus características fenotípicas y sobre la competencia entre hermanos. Este estudio demuestra que la CMI depende de efectos familiares comunes, como evidencian los efectos significativos de la identidad del nido, el grado de asincronía de eclosión y la fecha de puesta. No obstante, desconocemos la variación anual de la inmunocompetencia producto de la disponibilidad de alimento, condiciones meteorológicas o prevalencia de parásitos, todos ellos factores relacionados con la fecha de puesta y que podrían influenciar sobre este resultado, como indica Jovani *et al.* (2004).

El efecto indirecto de la calidad parental se observa desde el inicio de la reproducción (sobre el tamaño de puesta y el número de huevos no viables) y a lo largo del proceso de cría de los pollos, posiblemente como consecuencia de un efecto en *cascada* en el proceso de la reproducción (Clutton-Brock, 1991). Así, los pollos de polladas sincrónicas mostraron una menor calidad inmunológica que los de polladas asincrónicas, a pesar del menor tamaño de pollada de las primeras. Dado que la CMI de los pollos es un buen indicador de supervivencia y de un posterior reclutamiento a la población reproductora (Cichón y Dubiec, 2005), este resultado puede además indicar que los padres que producen puestas sincrónicas pueden ser de peor calidad en algunos aspectos (edad, experiencia, condición), produciendo descendencia con inmunocompetencia reducida. La calidad inmunológica de los pollos no está determinada por el orden en la jerarquía de eclosión, ni por el sexo, ni por la interacción entre ambos factores. Los pollos machos son más pesados y tienen un mayor tamaño estructural que los pollos hembra, debido al dimorfismo sexual de la especie, pero no se han encontrado diferencias debidas a la categoría del pollo ni otras diferencias entre pollos de una misma pollada. Por tanto, parece que en esta especie no existe una estrategia de inversión diferencial en relación con la categoría del pollo, en la que se favorecería a los pollos mayores o a algún sexo en concreto. Además, el fracaso de huevos o pollos no está determinado por la categoría de huevo/pollo a la que pertenezca. De hecho, los primeros huevos puestos o eclosionados muestran similares tasas de fracaso que los últimos. Estos resultados podrían indicar que las diferencias en la calidad parental, reflejadas en puestas sincrónicas (evidencias indirectas de padres de baja calidad) *versus* puestas asincrónicas (evidencias indirectas de padres de alta calidad), podrían ser trasladadas a diferencias en la calidad inmunológica de los pollos.

En esta especie, la calidad de los padres también podría reflejarse en la capacidad para criar el mayor número posible de pollos hasta que abandonan el nido (Laiolo *et al.*, 1998), maximizando su esfuerzo reproductor para invertir en todos los pollos por igual. Se ha comprobado que los últimos pollos de la nidada no poseen un peso ni un tamaño esquelético menor, ni su CMI difiere de la del resto de pollos del nido. Esto podría ser debido a que los intervalos de eclosión entre hermanos (máximo 4 días entre el primer y último pollo nacido) podrían no ser lo suficientemente largos como para producir la creación de jerarquías de tamaño que pudiera conllevar consecuencias sobre la condición o crecimiento de determinados pollos. Según lo observado en esta especie, no se han producido situaciones de agresión entre hermanos y no parece probable que se produzcan, al menos de forma severa, tal como demuestra la ausencia total de heridas, tanto en los pollos vivos como en los encontrados muertos en el nido (ver también Bignal y Whitters, 1982). Además, los progenitores podrían asignar alimento de forma extraordinaria especialmente a los pollos más pequeños de la pollada, tal como señala Krebs (1999), en el que el control parental de la inversión en la descendencia podría producirse a través de la alimentación selectiva de los pollos, especialmente cuando el alimento es abundante. De esta forma los padres podrían compensar las posibles diferencias en el crecimiento de los pollos y sus consecuencias sobre la condición y la inmunocompetencia, previniendo así la reducción de pollada debido a desigualdades que pueden ser evitadas (Krebs, 1999; Wiebe y Bortolotti, 2000), al menos al final de los estadios finales del periodo de estancia en el nido.

La asincronía de eclosión en la mayoría de las especies estudiadas tiene efectos negativos sobre el crecimiento y la supervivencia de los últimos pollos eclosionados (ver revisión en Krebs, 1999), aunque la inversión aparentemente similar en tamaño y crecimiento de todos los pollos de la misma pollada ha sido documentada con menor frecuencia, especialmente en aves de larga vida. Probablemente, este sea el primer estudio que muestra que una inversión similar en el tamaño y crecimiento de todos los pollos de una misma nidada puede también reflejarse en una similar inmunocompetencia.

La inversión similar en todos los pollos de la nidada debería repercutir en un incremento directo de la eficacia biológica de los padres en especies de vida corta, debido a la baja posibilidad de reproducirse con éxito en muchas ocasiones (Drent y

Daan, 1980). Sin embargo, esta estrategia de inversión similar en todos los pollos de la pollada también podría implicar un incremento de la energía empleada para criar a todos los pollos en condiciones similares (Stamps *et al.*, 1985; Krebs, 1999). Los padres podrían estar poco dispuestos a incrementar la energía necesaria para criar a su descendencia en esas condiciones, al menos en especies de vida larga, porque esto puede suponer costes en términos de su propio valor reproductivo residual (Stearns, 1992). Como la chova es una especie de vida larga, una posibilidad sería que la inversión similar en todos los pollos de la nidada pudiera no ser costosa para los reproductores de esta especie en el área de estudio, lo cual requeriría una más amplia investigación con el fin de probarlo adecuadamente. Otra alternativa podría ser que los progenitores invirtieran de forma similar sobre todos sus pollos aunque esto les implicara costes eventuales, con repercusiones en su supervivencia y futura reproducción. En el caso de la especie objeto de estudio, estarían utilizando una estrategia en la que los progenitores asumen los costes de la reproducción con el fin de proteger la eficacia biológica futura de los pollos, tal como ocurre generalmente en especies de vida corta (Clutton-Brock, 1988). Esta estrategia de inversión parental podría ser parcialmente explicada por el hecho de que la chova, aún siendo una especie de vida larga, suele encontrar múltiples dificultades para reproducirse con éxito año tras año dependiendo de diversos factores (Bignal *et al.*, 1997), principalmente debido a la depredación (Capítulo 2 y 3) y a la tenacidad de los reproductores por mantener los mismos lugares de nidificación año tras año (Capítulo 5). En la población estudiada, sólo el 18 % de las parejas controladas ($n = 107$) se reprodujo con éxito año tras año durante tres temporadas consecutivas (datos propios). El 29 % ($n = 107$) de las parejas fracasó de forma recurrente, y de éstas, el 74 % ($n = 31$) fracasó debido a la depredación recurrente del nido. Solo el 34 % del total de intentos de reproducción controlados ($n = 871$ nidos donde se inició la puesta) consiguió producir algún pollo (datos propios). Por lo tanto, la reproducción con éxito en esta especie puede ser tan impredecible e infrecuente que la estrategia de inversión parental estaría dirigida a maximizar la supervivencia de todos los pollos, evitando la formación de jerarquías en la pollada.



Limitación de los lugares de nidificación, densidad de reproductores a distintas escalas espaciales y depredación en la chova piquirroja

INTRODUCCIÓN

Las decisiones relativas a la reproducción en los animales se modulan por selección natural en respuesta a los ambientes en que viven (Lack, 1968; Newton, 1989). Numerosos factores, tales como el riesgo de depredación y otras relaciones interespecíficas, la climatología, la densidad o las diversas características del hábitat determinantes de la calidad del territorio, pueden ejercer efectos variables en diferentes especies (Newton, 1989, 1998). Mientras que muchos estudios proporcionan evidencias sobre los efectos de uno o de unos pocos factores como determinantes de la reproducción, existe muy poca información sobre los múltiples factores potenciales que pueden actuar al mismo tiempo sobre diferentes parámetros de la reproducción, y, además, esta información se limita generalmente a determinados estadios de la reproducción o a determinadas escalas espaciales (Krüger, 2002; Müller *et al.*, 2005), por lo común en áreas relativamente pequeñas (Baillie *et al.*, 2000). Aproximaciones integradoras, que consideren múltiples determinantes de los parámetros de la reproducción a diferentes escalas y sobre áreas lo suficientemente grandes para ser representativas de la mayor parte de los procesos poblacionales, pueden suponer aportaciones de gran interés de cara a mejorar la comprensión de las historias vitales de los animales y las presiones selectivas a las que se enfrentan (Baillie *et al.*, 2000; Krüger, 2002; Chalfouin y Martin, 2007).

Los diferentes factores que determinan el proceso de la reproducción pueden interactuar de forma tal que uno incremente o haga disminuir los efectos de los otros a

escala poblacional. Por ejemplo, la densidad de reproductores en aves que crían en cavidades generalmente se encuentra limitada por la escasez de lugares de nidificación (ver revisión en Newton, 1994 y 1998) y esta limitación puede tener distintas implicaciones en la distribución espacial de las parejas reproductoras dependiendo de la disponibilidad de hábitat adecuado y de los tipos de lugares de nidificación (Newton, 1994; Martin, 1988a). Las cavidades adecuadas para nidificar pueden, dependiendo de su naturaleza, distribuirse de forma agregada dentro de un mismo hábitat o entre diversos tipos de hábitat, por ejemplo en áreas espacialmente restringidas como los cortados (Blanco *et al.*, 1998a) o en bosquetes maduros con oquedades inmersos en áreas agrícolas (Newton, 1992), lo que puede determinar agregaciones circunstanciales de parejas reproductoras o la asociación activa para nidificar (Stamps 1988; Siegel-Causey y Kharitonov, 1990). Estas alternativas pueden tener diferentes repercusiones sobre los distintos parámetros de la reproducción a través de sus efectos en la densidad de reproductores, con costes y beneficios variables como consecuencia de la competencia intraespecífica, las interacciones sociales y la depredación (Dhondt y Schillemans, 1983; Martin, 1995; Sillet *et al.*, 2004; Serrano *et al.*, 2005). La presencia de individuos no reproductores en áreas de reproducción adecuadas (ver Sergio y Penteriani, 2005) podría también verse influida por la distribución de lugares de nidificación utilizados y vacantes y en consecuencia, por la densidad de reproductores y el éxito reproductor. Esto a su vez podría influir en el grado de competencia entre reproductores y no reproductores, tanto por la limitación de los lugares de nidificación, como por recursos como la pareja o el alimento (Kokko y Sutherland, 1998; Carrete *et al.*, 2006a). No obstante, hay pocos estudios que hayan evaluado el efecto de los individuos no reproductores sobre los distintos parámetros de la reproducción en especies que anidan en cavidades y bajo condiciones variables de densidad de reproductores y disponibilidad y distribución de los lugares de nidificación. Otros factores limitantes de las poblaciones, como el alimento y la depredación, pueden ejercer también una influencia indirecta sobre la reproducción debido al efecto combinado de la densidad de reproductores y la distribución espacial de los nidos (Martin, 1995; Oro *et al.*, 1999; Lindström *et al.*, 2005).

La depredación de los nidos es un factor muy importante en la dinámica poblacional de las aves (Ricklefs, 1969; Martin, 1988a, b) y desde hace décadas los ecólogos han discutido el efecto de los patrones de distribución de los nidos sobre las

tasas de depredación (Lack, 1968; Gottfried, 1978; Martin, 1988a). El objetivo principal de los estudios anteriores ha sido evaluar la relación existente entre depredación y densidad de nidos. Aunque bajo determinadas circunstancias la tasa de depredación puede disminuir al aumentar el tamaño de la agregación de las presas (“efecto de dilución”, Götmark y Andersson, 2005), la asunción esencial en el estudio de la depredación de nidos dependiente de la densidad dice que los depredadores incrementarían su impacto sobre las presas en las áreas (o parches) de alta densidad de nidos y lo disminuirían donde la densidad de nidos es menor (Tinbergen *et al.*, 1967; Martin, 1988a). Además, la presencia y abundancia de individuos de la misma especie, incluyendo a los no reproductores que comparten con los reproductores las áreas de cría y de alimentación, puede influir en las tasas de depredación al producir un efecto de atracción de depredadores hacia “puntos calientes de alimentación”, con presas abundantes (por ejemplo, territorios de alta densidad de reproductores que atraen a los no reproductores). Por el contrario, la presencia de no reproductores compartiendo hábitat de alimentación o asociados a los reproductores en las áreas de cría, por ejemplo en dormideros comunales, podría diluir el riesgo de depredación sobre los reproductores y sus nidos, tal y como se ha propuesto en general para los individuos de más edad, que se beneficiarían de los dormideros comunales al rodearse de individuos inexpertos y subordinados (Weatherhead, 1983; Still *et al.*, 1987). Sin embargo, pocos estudios han valorado de forma simultánea el efecto de la densidad y la abundancia de reproductores y no reproductores sobre los parámetros de la reproducción, especialmente en relación con el efecto de atracción que pueda ejercer su agregación en la depredación de los nidos.

En este estudio hemos examinado el efecto de diversas variables poblacionales, sociales y ambientales sobre los distintos parámetros de la reproducción de la chova piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Aunque estudios previos sobre la especie han evaluado el efecto de la edad de los reproductores y de su lugar de nacimiento sobre la reproducción (Reid *et al.*, 2003a, 2006), existe poca información sobre cuáles son los factores limitantes que determinan la variación de los distintos parámetros de la reproducción en esta especie, como la climatología (Reid *et al.*, 2003b) y la densidad de población (Blanco *et al.*, 1998a).

Por ejemplo, todavía es poco conocido el impacto de la depredación de los nidos sobre la reproducción de las chovas, a pesar de que se ha sugerido que podría ser muy importante (Zuñiga, 1989) y que probablemente podría originar diferencias en la dinámica poblacional de las distintas poblaciones (Blanco y Tella 1997; De Sanctis *et al.*, 1997; Kerbiriou *et al.*, 2006) debido a las diferentes comunidades de depredadores presentes en distintos contextos biogeográficos y paisajísticos (véase revisión en Thompson, 2007). Además, la densidad de reproductores también puede desempeñar un papel muy importante en el éxito reproductor de las chovas debido a la heterogeneidad del hábitat o a las interferencias interespecíficas (Blanco *et al.*, 1998b). Estos diferentes mecanismos de regulación poblacional pueden variar según poblaciones y localidades dependiendo de múltiples factores ambientales, sociales y poblacionales (Rodenhuse *et al.*, 1997; Newton 1998; Turchin 1999), dependiendo especialmente de las estrategias de reproducción (territoriales o agregadas) que se utilicen dentro de una población y entre poblaciones de chovas (Bignal *et al.*, 1997; Blanco *et al.*, 1997, 1998a).

En este estudio se han evaluado los efectos de la densidad de reproductores (derivada de la disponibilidad y selección de lugares de nidificación) sobre la reproducción a diferentes escalas espaciales, puesto que pueden ser consecuencia de una jerarquía espacial que integra los requerimientos de los individuos a escalas sucesivas (Johnson, 1980; Orians y Wittenberger, 1991). Además, factores limitantes como la depredación de los nidos y la competencia intraespecífica probablemente dependan de la escala (Stokes y Boersma, 2000; Griffin y Thomas, 2000; Tella *et al.*, 2001). Por ejemplo, si se considera que las parejas reproductoras y sus nidos, que son el foco de atracción de los depredadores, pueden hallarse distribuidos de acuerdo a un proceso jerárquico de selección de parches con abundancia de presas (Johnson, 1980; Kotliar y Wiens, 1990), los depredadores podrían ser capaces de responder a la variación en la abundancia de presas a distintas escalas espaciales (Fauchald *et al.*, 2000). La competencia intraespecífica también podría depender de distintos patrones de densidad a escalas diferentes (Chamberlain y Fuller, 1999), por ejemplo a escalas grandes, si se considera el número de parejas reproductoras en áreas particulares con diferentes tamaños y características (Griffin y Thomas, 2000; Tella *et al.*, 2001), pero también a escalas más pequeñas, como la que determina la distancia entre parejas vecinas (Stokes y Boersma, 2000; Carrete *et al.*, 2006b), que también podría depender del sistema social de nidificación elegido, solitario o agregado en el caso de la chova (Bignal *et al.*, 1997,

Blanco *et al.*, 1998a). Además, los individuos no reproductores podrían desempeñar un papel importante en los parámetros de la reproducción dependientes de la densidad, haciendo disminuir, por ejemplo, la productividad de las parejas reproductoras mediante interacciones agresivas o competencia (Kokko y Sutherland, 1998, Carrete *et al.*, 2006b), si bien esta cuestión apenas se ha valorado desde una perspectiva que considere múltiples escalas espaciales y temporales. El principal objetivo de este trabajo consiste en evaluar el efecto de múltiples factores limitantes, de variable naturaleza, que podrían actuar al mismo tiempo sobre los distintos parámetros de la reproducción, con el fin de valorar su contribución relativa a diferentes escalas, en áreas particulares y en un contexto poblacional.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Valle del Ebro, Aragón (ver Introducción General). De acuerdo con la distribución espacial de las parejas reproductoras, el área de estudio se dividió en siete subáreas de entre 51-733 Km². Para ello se tuvo en cuenta (1) la existencia de hábitat no adecuado entre subáreas, (2) las diferencias en las características sociales, como la densidad de reproductores y no reproductores y (3) las diferencias en las características ambientales, como la disponibilidad de hábitats adecuados para la alimentación y nidificación (Tabla 1, ver también Tella *et al.*, 1993; Blanco *et al.*, 1997; Serrano y Tella, 2003). Al delimitar de forma objetiva diferentes subáreas, separadas espacialmente y ocupadas por grupos de parejas reproductoras (Fig. 1), se ha intentado diferenciar las posibles diferencias relacionadas con las características ambientales y sociales que podrían afectar a la reproducción en cada una de las áreas, algo que no se podría realizar si se considerara el área de estudio como una unidad homogénea (Thomas y Kunin, 1999). Sólo unas pocas parejas no fueron consideradas en los análisis, por encontrarse aisladas o en pequeños grupos fuera de las subáreas definidas y a cierta distancia de éstas (Fig. 1).

Procedimientos

El área de estudio se censó en 2004 con el fin de detectar el mayor número posible de parejas reproductoras. Una vez localizadas, se realizó un seguimiento exhaustivo de los distintos parámetros de la reproducción, así como de los múltiples factores que pueden actuar simultáneamente sobre la reproducción de la chova. De esta forma, se controlaron 402 parejas nidificando en 296 edificios distribuidas dentro del área de estudio. Este área comprende la mayor parte de la distribución geográfica de la chova en el Valle del Ebro (Blanco *et al.*, 1997), incluyendo también la mayor parte del espacio usado por los reproductores y no reproductores en sus movimientos de dispersión y de alimentación a lo largo del año (datos propios).

Figura 1. Área de estudio y localización de los edificios ocupados por parejas reproductoras de Chova Piquirroja en cada subárea del Valle del Ebro.

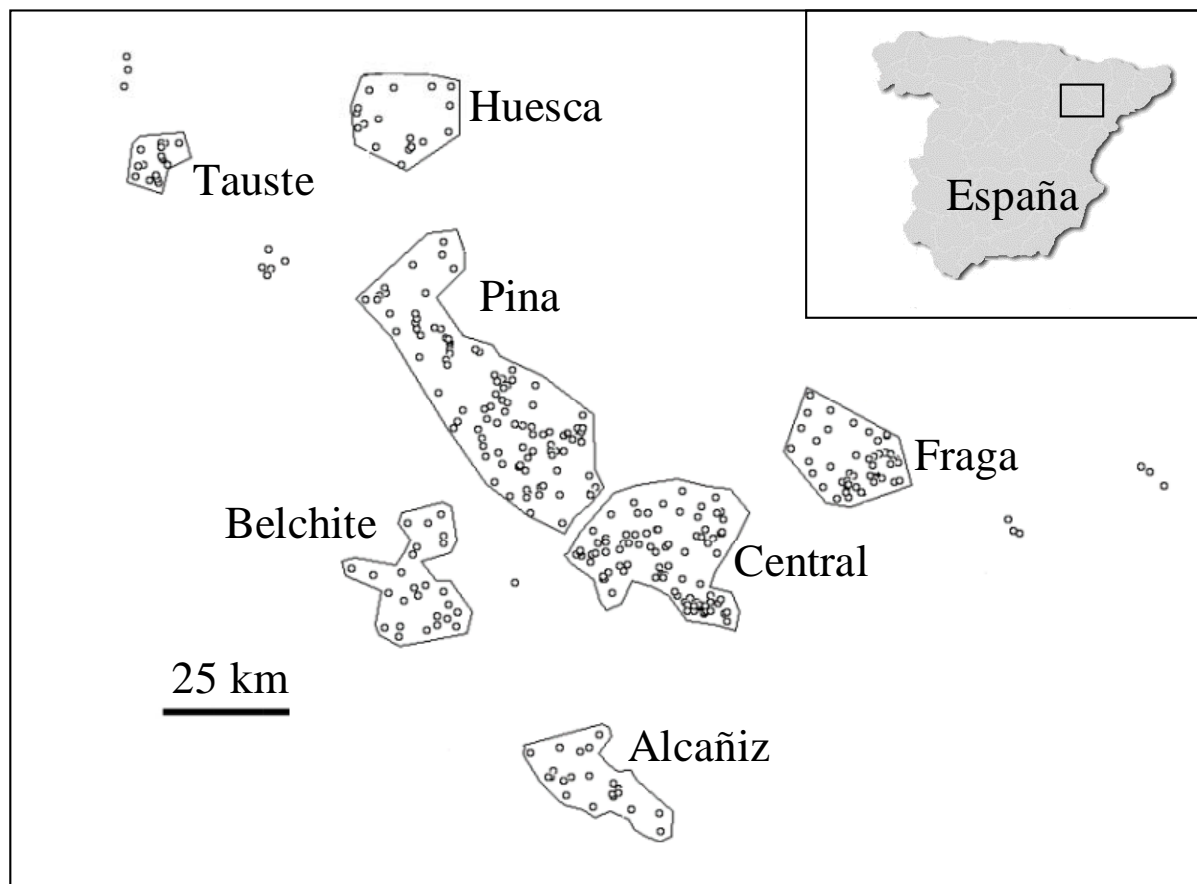


Tabla 1. Número de parejas por edificio, densidad de reproductores, distancia al nido más cercano, distancia al dormitorio más próximo, número de dormitorios, número medio de individuos en dormitorio por estación y porcentaje de extensión de hábitat y diversidad de hábitat en cada subpoblación de Chova Piquirroja del Valle del Ebro. *Índice de diversidad de hábitat de Shannon (Krebs, 1998) calculado como: $\Sigma(p \log_e p)$, donde p es la proporción de cada tipo de hábitat.

	Alcañiz	Belchite	Central	Fraga	H. Huesca	Pina	Tauste	TOTAL
Nº parejas por edificio	1.1 \pm 0.4	1.7 \pm 1.1	1.9 \pm 1.4	1.3 \pm 1.3	1.8 \pm 1.7	1.4 \pm 0.9	1.06 \pm 0.2	1.46 \pm 0.9
rango	1-2	1-6	1-16	1-5	1-9	1-7	1-2	1-16
Densidad (parejas/Km ²)	0.13 (23/169)	0.11 (43/390)	0.39 (119/303)	0.52 (46/88)	0.15 (31/209)	0.17 (124/733)	0.31 (16/51)	0.20 \pm 0.1 (402/1943)
Distancia al edificio más cercano (m)	1468 \pm 1165	1994 \pm 1132	733 \pm 500	713 \pm 453	1373 \pm 1202	1152 \pm 709	907 \pm 510	1191 \pm 810
rango	180-4280	1194-6805	100-1722	90-1732	70-4135	210-4281	240-2262	70-6805
Distancia al dormitorio más cercano	6417 \pm 4114	11023 \pm 4993	5533 \pm 4964	2886 \pm 1665	3173 \pm 1723	3708 \pm 1905	33207 \pm 1952	9421 \pm 3045
Nº dormitorios	1	1	8	3	3	14	0	30
Tamaño dormitorio en invierno	16 \pm 3	89 \pm 32	719 \pm 108	188 \pm 23	286 \pm 21	722 \pm 55	0	2020 \pm 242
Tamaño dormitorio en primavera	13 \pm 2	60 \pm 22	513 \pm 83	154 \pm 36	102 \pm 54	358 \pm 41	0	1200 \pm 236
Tamaño dormitorio en verano	12 \pm 4	138 \pm 46	652 \pm 89	338 \pm 51	168 \pm 36	458 \pm 40	0	1754 \pm 266
% Cultivos de cereal de secano	99.1	85.5	48.1	99.2	61.2	68.2	96.6	79.7
% Cultivos de regadío	0.99	8.1	1.3	0.05	19.1	0.99	0	4.36
% Cultivos arbóreos-arbustivos	0	0	0	0.1	0	0	0	0.01
% Coníferas	0	0	6	0.5	0	2.5	2.1	1.5
% Parches mixtos cereal y matorral	0	6.4	13.3	0	8.9	9.3	0	5.4
% Matorral	0	0	16.8	0	10.8	19.01	1.3	6.8
% Salinas y balsetes	0	0	14.5	0.15	0	0	0	2.23
Diversidad de hábitat *	0.05	0.2	0.4	0.2	0.5	0.3	0.01	0.23

Variables sociales y de densidad

La definición de las variables incluidas en los análisis pueden ser consultadas en el Apéndice 1. Durante la toma de datos, se registró el número de parejas reproductoras en cada edificio y el sistema social de nidificación seleccionado por las mismas (solitario o agregado). Cuando varias parejas nidificaron en el mismo edificio, consideramos que pueden compartir su área de campeo o territorio (Bignal *et al.*, 1997; obs. pers.) Se registró la latitud y longitud de cada edificio ocupado por chova con un GPS (Sistema de Posicionamiento Global). Estas variables se utilizaron con el fin de controlar la existencia de algún efecto de autocorrelación espacial sobre la reproducción (Legendre, 1993). Todos los nidos se situaron en mapas digitales.

La densidad de reproductores alrededor de cada edificio ocupado por parejas reproductoras se definió como el número de parejas reproductoras en áreas circulares de 0.5, 2 y 5 Km de radio alrededor de cada edificio. Estas escalas se determinaron de acuerdo con diferentes factores clave implicados en el uso del hábitat durante el periodo de reproducción (Bignal *et al.*, 1996; Kerbiriou *et al.*, 2006; datos propios). El área de 0.5 Km de radio correspondería al área central de campeo, área utilizada en mayor medida por las parejas reproductoras para obtener alimento y lugar donde interactúan con las parejas que nidifican en el mismo edificio (Bignal *et al.*, 1996; Whitehead, 2005; Kerbiriou *et al.*, 2006; datos propios). El radio de 2 Km equivale al doble de la distancia media entre nidos de parejas vecinas en el área de estudio (Blanco *et al.*, 1997; presente estudio). Esta área corresponde al área media utilizada por una pareja durante el periodo de reproducción (datos propios, ver también Bignal *et al.*, 1996; Kerbiriou *et al.*, 2006) y por tanto, se consideró como su “territorio”. El área de 5 Km de radio corresponde al área máxima usada por las parejas reproductoras durante el periodo de reproducción (Kerbiriou *et al.*, 2006; datos propios). La densidad de reproductores fue calculada como el número de parejas en cada área circular alrededor de cada edificio (con radios de 0.5, 2 y 5 Km), incluyendo el número de parejas reproductoras en el edificio (de aquí en adelante densidad reproductora 1) y excluyendo el número de parejas reproductoras en el edificio (de aquí en adelante densidad reproductora 2), con el fin de valorar la influencia sobre la reproducción de la densidad creada por la agregación o no de parejas que nidifican en el mismo edificio. También se registraron el número de áreas que solapan con el de una determinada pareja, según las distintas áreas de 0.5, 2 y 5 Km de radio

alrededor de cada edificio ocupado y el número de parejas nidificando en anillos de 0.5-2 Km y 2-5 Km de radio, como otra forma alternativa de comprobar el efecto de la densidad de reproductores sobre la reproducción. Con el programa Arcview (version 3.2; ESRI, Redlands; CA) se determinó la distancia entre los nidos. Para ello se midieron dos variables distintas de distancia entre parejas vecinas: la distancia al nido más cercano y la distancia al edificio más cercano.

La disponibilidad de lugares de nidificación alrededor de cada edificio ocupado por parejas reproductoras se determinó mediante el registro del número de edificios disponibles para la especie en cada área de 0.5, 2 y 5 Km de radio alrededor de cada edificio ocupado. Se consideraron como edificios disponibles para la nidificación aquellos ocupados previamente y que mantenían un buen estado de conservación o bien aquellos con lugares adecuados para nidificar, independientemente de su ocupación en años anteriores (Blanco y Tella, 1997, 1999; Blanco *et al.*, 1997).

Para evaluar si existe limitación en los lugares de nidificación, se comprobó si la densidad de reproductores estaba determinada por la disponibilidad de lugares de nidificación alrededor de áreas de 2 Km de radio de todos los edificios ocupados de cada subárea a lo largo de todo el área de estudio ($n = 296$). Se seleccionó un área de 2 Km porque incluye los límites del territorio y la mayor parte del área de campeo, donde pueden ocurrir la mayor parte de las disputas territoriales (Kerbiriou *et al.*, 2006, datos propios). Para evitar la autocorrelación espacial, el mismo análisis se realizó con una submuestra de 60 áreas de 2 Km de radio distribuidas por todo el área de estudio, elegidas al azar y que no se solapan entre ellas.

Se inspeccionó el área de estudio de forma intensiva a lo largo del año, con el fin de localizar la mayor parte de los dormideros comunales, registrando los movimientos de las chovas entre las áreas de campeo y las zonas donde se agrupan antes de entrar al dormidero. Se buscaron los bandos de alimentación por la tarde y después se siguieron para localizar los dormideros comunales. Una vez localizados, se registró la posición exacta (latitud y longitud) de cada dormidero comunal, se marcó su localización en mapas digitales y se determinó la distancia entre el edificio y el dormidero más cercano usando el programa Arcview. Se efectuó un seguimiento mensual de cada dormidero para registrar el número de individuos presentes en distintos periodos a lo largo del año.

Como los individuos no reproductores utilizan territorios de gran tamaño (Blanco *et al.*, 1998b), la densidad de no reproductores alrededor de cada edificio ocupado por parejas reproductoras se calculó teniendo en cuenta el número de no reproductores que utilizan dormideros durante el periodo de reproducción en un área circular de 5 Km de radio alrededor de cada edificio ocupado (es el área máxima usada por las parejas reproductoras durante el periodo de reproducción) límite máximo en el cual reproductores y no reproductores pueden por lo tanto interactuar. La densidad de coespecíficos alrededor de cada edificio ocupado se calculó sumando el número individuos reproductores y no reproductores que utilizan dormideros, en un área circular de 5 Km de radio.

Variables ambientales y de hábitat

El conocimiento detallado sobre el área precisa utilizada por cada pareja reproductora puede proporcionar información muy valiosa sobre la composición y la calidad del territorio (Bignal *et al.*, 1996), debido a que determina parcialmente ciertos aspectos de la reproducción (Kerbiriou *et al.*, 2006). Sin embargo, no fue posible la obtención de este tipo de datos por razones prácticas y logísticas dado el elevado número de parejas en el área de estudio. Las áreas circulares de diferentes radios, que intentan caracterizar las áreas de campeo utilizadas con diferente intensidad alrededor de los lugares de nidificación, han sido usadas frecuentemente para elaborar modelos de selección de hábitat a distintas escalas espaciales (Griffin y Thomas, 2000; Tella *et al.*, 2001; Martínez *et al.*, 2003). La metodología utilizada en este estudio podría introducir errores sistemáticos y aumentar la presencia de ruido estadístico, pero también puede simplificar los análisis, ya que permite el uso de datos en un sistema de información geográfico, sin producir los habituales errores de muestreo al estimar las áreas de campeo. La información sobre estructura y composición del hábitat alrededor de cada edificio ocupado (áreas circulares de 0.5, 2 y 5 Km de radio) se obtuvo a partir de la capa digital CORINE (CEC 1999), calculándose la extensión de cada categoría de hábitat y el porcentaje de la misma (Apéndice 1).

Los datos relativos a las condiciones meteorológicas (lluvia y temperatura media anual) se obtuvieron a partir de capas digitales procedentes del Instituto Nacional de Meteorología. Además se midió una variable topográfica (altitud) a partir de una capa

digital de elevación. Se registró la frecuencia de uso del edificio por parte de los humanos que realizan labores agrícolas y ganaderas en la zona, específicamente si el uso ha sido frecuente, esporádico o inexistente (Apéndice 1). También se registró la presencia en los edificios de individuos reproductores de lechuza común (*Tyto alba*) y rata parda (*Rattus norvegicus*), depredadores comunes de los nidos de chova en el área de estudio (Blanco y Tella, 1997; obs. pers.). Por último, se registró la existencia de colonias de cernícalo primilla (*Falco naumanni*), especie que suele defender el edificio frente a intrusos, gracias a lo cual las parejas de chova podrían obtener beneficios en la reproducción (Blanco y Tella, 1997).

Datos de reproducción

Con el fin de determinar la fecha y el tamaño de las puestas completas se realizó un seguimiento exhaustivo de los nidos antes y durante la puesta. Las puestas incompletas o de reposición no se consideraron en los análisis. Una vez que los huevos eclosionaron, se continuó con el seguimiento de los nidos para comprobar la posible existencia de fracasos completos en la eclosión (es decir, que no eclosionen ningún huevo). Los nidos se visitaron a partir de los 25 días siguientes a la eclosión, con el fin de determinar la existencia de fracasos completos en la reproducción (es decir, que no vuele ningún pollo en los nidos en que eclosionaron huevos) y el éxito reproductor (que lleguen a volar pollos del nido o no, considerando todos los nidos independientemente de su éxito de eclosión).

Durante este proceso, se consideraron los siguientes parámetros de la reproducción: (1) fecha de puesta, número de días desde el 1 de enero hasta que el primer huevo fue puesto; (2) tamaño de puesta; (3) número total de pollos volados (incluyendo nidos fracasados); (4) número de pollos volados de polladas exitosas (nidos con al menos un pollo volado); (5) éxito reproductor (asignando un 0 a nidos fracasados y un 1 a nidos exitosos); (6) fracaso completo en la eclosión (asignando un 0 a puestas con al menos un huevo eclosionado y un 1 a puestas en las que no eclosionó ningún huevo); (7) fracaso completo en la reproducción (asignando un 0 a los nidos con al menos un pollo volado y un 1 a aquellos nidos en los que eclosionó algún huevo, pero en el que no voló ningún pollo); (8) depredación del nido (asignando un 0 a nidos exitosos

y un 1 a nidos cuyo contenido fue completamente depredado, tanto en la fase de huevo como de pollo).

Se registraron las distintas causas de fracaso completo de eclosión y de reproducción. Para los nidos con fracaso de eclosión, se estableció una distinción entre puestas depredadas (cuando se encontraron restos de huevos con signos de haber sido depredados o cuando desaparecieron todos los huevos de la puesta), y puestas con huevos abandonados y por tanto inviables (huevos infértiles o con el embrión muerto, confirmado posteriormente mediante necropsia). En aquellos nidos donde eclosionó algún huevo, pero en los que finalmente hubo fracaso en la reproducción (no voló ningún pollo), también se diferenciaron los pollos muertos por inanición (pollos muertos en el nido con un peso inferior al adecuado para su edad) o depredados (pollos desaparecidos o restos de los mismos cerca del nido). Como la depredación parcial de puestas o polladas en esta especie es muy infrecuente (Blanco y Tella, 1997; Capítulo 1), se usaron únicamente datos de nidos totalmente depredados. Los nidos se consideraron depredados cuando se encontraron restos de pollos o huevos (restos de cáscara de huevo o restos de los pollos) con signos de depredación, o cuando los huevos y los pollos desaparecieron totalmente de los nidos y alrededores.

También se analizó el éxito reproductor, el fracaso en la eclosión, el fracaso en la reproducción y la depredación excluyendo el impacto humano directo, con el fin de evaluar la relación real entre la densidad de reproductores y la depredación de los nidos, debido a que los humanos podrían tener un efecto mayor en zonas de alta concentración de edificios, que son utilizadas con más frecuencia por agricultores y ganaderos (obs. pers.). Se constataron como evidencias claras de depredación humana la existencia de nidos completamente movidos de su lugar o destruidos con piedras, la presencia de huevos rotos con piedras y no consumidos y la aparición de pollos muertos con la cabeza destruída y sin marcas de mordiscos.

Análisis de datos

Se utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLIMMIX macro de SAS, Littell *et al.*, 1996). Se usaron como variables respuesta, en modelos con error normal y función *identity*, los parámetros de la reproducción: fecha de puesta, tamaño de puesta, número de pollos volados en polladas exitosas y número total de pollos volados. El

número total de pollos volados se transformó con el $\log_{10}(x + 0.5)$ antes de realizar los análisis estadísticos, de acuerdo con Pasinelli *et al.* (2004). Éxito reproductor, fracaso en la eclosión/reproducción y depredación del nido se utilizaron como variables respuesta en modelos con error binomial y función *logit*. La identidad de la subárea y el lugar de nidificación (edificio) se incluyeron en todos los modelos como factores aleatorios, con el fin de evitar la pseudorreplicación, debido a que se han considerado muchos nidos del mismo edificio y muchos edificios de la misma subárea, donde las parejas reproductoras pueden estar sometidas a las mismas presiones sociales y ambientales. Como variables independientes se utilizaron las descritas en el Apéndice 1. Debido a que no todos los parámetros de la reproducción pudieron ser registrados en todos los nidos, el tamaño muestral varía entre análisis. Los procedimientos estadísticos utilizados en este capítulo son los mismos del Capítulo 1 (consultar en apartado Métodos). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS 2001 Institute Inc., Cary, North Carolina). Los grados de libertad se calcularon según el método Satterwaite.

RESULTADOS

De los 1.026 edificios visitados, 732 (71%) poseían las características adecuadas para la nidificación de la chova (ver métodos), pero sólo 296 se encontraron ocupados (40%, $n = 732$). La tasa de ocupación de los edificios varió sustancialmente de unas subáreas a otras (Tabla 2) debido quizá a la diferente disponibilidad de hábitats de alimentación favorables (Tabla 1). El 35.8 % de las parejas ($n = 402$) compartieron el edificio con otras parejas (3.6 ± 2.7 parejas por edificio con más de una pareja, $n = 41$ agregaciones de reproductores, rango: 2-16). Los datos de reproducción se obtuvieron de 316 parejas, ya que el resto de parejas ($n = 86$) no llegaron a iniciar la reproducción o nidificaron en lugares inaccesibles (como vigas a más de 6 m. de altura o en el interior de edificios cerrados). En 141 nidos no eclosionó ningún huevo frente a 175 en que eclosionó al menos uno.

El número de parejas nidificantes en cada área de 2 Km de radio alrededor de cada edificio ocupado se relacionó positivamente con el número de edificios disponibles para la nidificación de la chova, teniendo en cuenta cada subárea por separado (ver Tabla 2) o todo el área de estudio (agrupando todos los datos, coeficiente de correlación de Spearman, $r_s = 0.75$, $p < 0.0001$, $n = 296$, Fig. 1). Cuando se consideró sólo el número

de parejas y de edificios disponibles de una submuestra de 60 áreas de 2 Km de radio de todo el área del estudio, elegidas al azar y que no solapan entre ellas, se obtuvieron resultados similares a los anteriores ($r_s = 0.55$, $p < 0.0001$, $n = 60$, Fig. 2)

Figura 2. Relación entre la densidad de reproductores (media \pm SE) y la disponibilidad de lugares de nidificación (número de edificios disponibles) alrededor de todas las áreas (en negro, $n = 296$) y de las áreas no solapadas (en blanco $n = 60$) de 2 Km de radio alrededor de cada edificio ocupado por Chova Piquirroja a lo largo del Valle del Ebro.

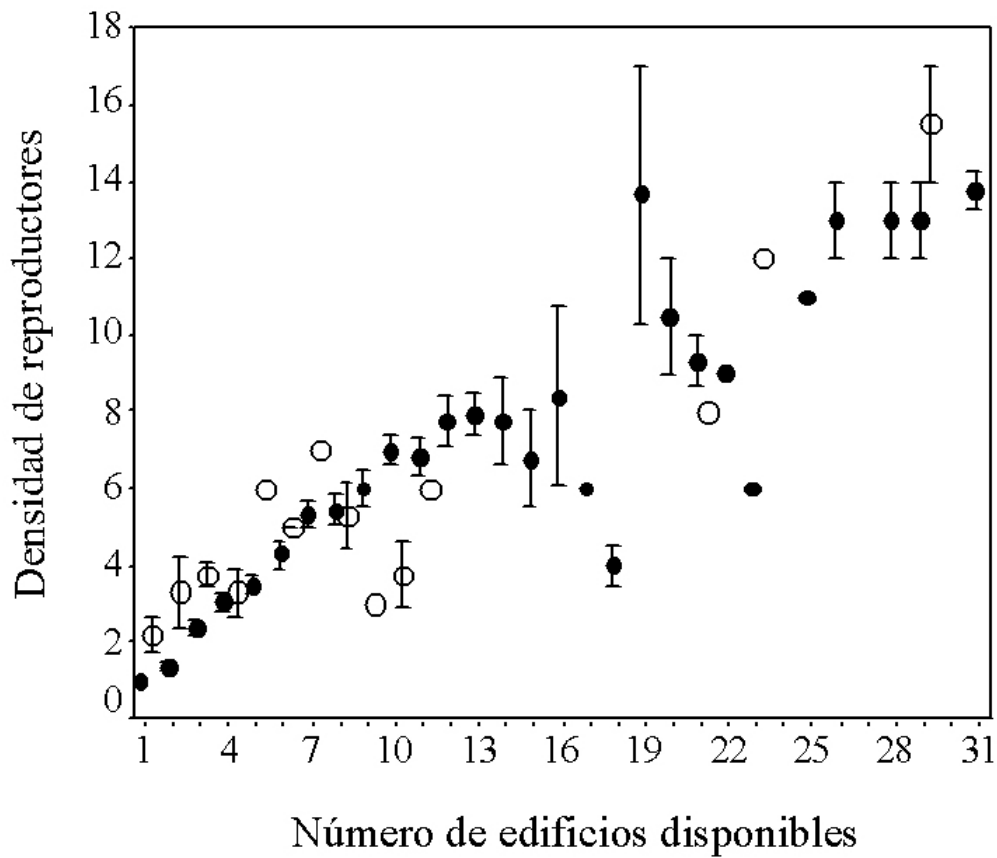


Tabla 2. Disponibilidad y uso de edificios como lugares de nidificación por parejas reproductoras de Chova Piquirroja en siete subáreas del Valle del Ebro. Los análisis de la relación entre densidad de reproductores (número de parejas en 2 Km radio) y la disponibilidad de lugares de nidificación (número de edificios disponibles en 2Km de radio) se realizaron para cada subárea utilizando correlaciones de Spearman

Subpoblación (Km ²)	Edificios visitados	Edificios disponibles (%)	Edificios usados (%)	Parejas reproductoras	Análisis limitación de lugares de nidificación
Alcañiz (169)	135	106 (78.6)	21 (19.8)	23	$r_s = 0.61, P = 0.002$
Belchite (390)	84	73 (86.9)	26 (35.6)	43	$r_s = 0.87, P < 0.0001$
Central (303)	274	205 (74.8)	85 (41.4)	117	$r_s = 0.76, P < 0.0001$
Fraga (88)	155	111 (71.6)	41 (36.9)	48	$r_s = 0.36, P = 0.01$
Huesca (209)	95	35 (36.8)	17 (48.5)	31	$r_s = 0.89, P < 0.0001$
Pina (733)	193	156 (80.8)	91 (58.3)	124	$r_s = 0.88, P < 0.0001$
Tauste (51)	90	46 (51)	15 (32.6)	16	$r_s = 0.64, P = 0.008$

Los resultados de los modelos mixtos lineales generalizados obtenidos para explicar la variación de los distintos parámetros de la reproducción y la depredación se muestran en la Tabla 3. La identidad de la subárea en la cual se encuentran los nidos (incluida para controlar el potencial efecto de la heterogeneidad espacial sobre las variables dependientes), no fue significativa en ningún modelo (*log-likelihood test*, todos $P > 0.3$), pero se mantuvo en todos ellos para controlar la pseudorreplicación. La identidad del lugar de nidificación (edificio) fue significativa en todos los modelos (*log-likelihood-test*, todos $P < 0.05$).

Tabla 3. Categorías de los modelos usados para explicar la variación en los parámetros de la reproducción y la depredación de Chova Piquirroja. El modelo más probable presenta el valor de AICc menor. Los modelos igualmente probables son aquellos separados por menos de 2 puntos de AICc ($\Delta AICc < 2$) del modelo más probable. El signo de la tendencia se muestra entre paréntesis. El peso del modelo indica el poder explicatorio del mismo. Los pesos de todos los modelos propuestos suman 1 por definición.

Variable	Modelo hipotético	AICc	$\Delta AICc$	Peso
Fecha de puesta	Sistema social (0 territorial / 1 agregado) (+)	1392.2	0	0.74
	Número de parejas por edificio (+)	1394.5	2.3	0.23
	Densidad reproductora 1 en 0.5Km radio (-)	1398.4	6.2	0.03
Tamaño de puesta	Fecha de puesta (-)	352.4	0	0.89
	Fecha de puesta (-) Temperatura (-) Lluvia (-)	356.7	4.3	0.10
	Temperatura (-) Lluvia (-)	398.5	46.1	0.01
Número de pollos (con ceros)	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (-) Fecha de puesta (-)	725.8	0	1
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (-) Fecha de puesta (-)	753.0	27.2	0
	Fecha de puesta (-)	758.5	32.7	0
	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (-)	1218.4	492.6	0
Número de pollos (sin ceros)	Fecha de puesta (-)	391.8	0	0.83
	Fecha de puesta (-) Densidad reproductora 1 en 0.5 Km radio (-)	395.5	3.7	0.13
	Fecha de puesta (-) % Cultivos de secano en 0.5 Km radio (+)	398.1	6.3	0.04
	Densidad reproductora 1 en 0.5 Km radio (-)	405.7	13.9	0
	Densidad reproductora 1 en 0.5 Km radio (-)	406.2	14.4	0
	% Cultivos de secano en 0.5 Km radio (+)	414.2	22.4	0
Exito reproductor	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (-) Fecha de puesta (-)	1072.3	0	1
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (-) Fecha de puesta (-)	1122.2	49.9	0
	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (-)	1516.1	443.9	0
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (-)	1531.8	459.5	0
Fracaso en la eclosión	Fecha de puesta (+)	1242.9	0	1
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (+)	1413.5	170.6	0
Fracaso en la reproducción	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (+)	989.2	0	0.81
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (+)	992.1	2.9	0.19
	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (+) Densidad coespecíficos (+)	1027.9	38.7	0
Depredación del nido	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (+) Fecha de puesta (+)	1244.9	0	1
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (+) Fecha de puesta (+)	1314.4	69.5	0
	% Cultivos de secano en 0.5 Km radio (+)	1364.4	119.5	0
	Densidad reproductora 1 en 2Km radio (+)	1415.4	170.5	0
	Densidad reproductora 2 en 2Km radio (+)	1429.9	185	0

Sólo las variables relacionadas con la agregación de parejas reproductoras en un mismo edificio explicaron la variación en la fecha de puesta (Tabla 3), especialmente el uso del edificio por una pareja (fecha de puesta: 87.0 ± 9.04 , $n = 257$) o más (fecha de puesta: 93.57 ± 10.66 , $n = 145$) ($F_{1,95} = 10.29$, $p = 0.001$). Además, cuanto mayor es el número de parejas en un edificio, más se demora el inicio de la reproducción (coeficiente de correlación de Spearman, $r_s = 0.46$, $p = 0.003$, $n = 56$). El tamaño de puesta se encuentra influenciado exclusivamente por la fecha de puesta ($F_{1,100} = 12.38$, $p = 0.0007$, Tabla 3) con puestas más grandes a principio de la temporada de reproducción.

El modelo más probable que explica el número total de pollos volados (incluyendo nidos fracasados) incluye la densidad de reproductores en un área de 2 Km de radio alrededor del nido, considerando también el número de parejas que cría en su propio edificio, (densidad reproductora 1, $F_{1,134} = 10.74$, $p = 0.001$) y la fecha de puesta ($F_{1,176} = 9.63$, $p = 0.002$, Tabla 3). Esto indica que el número de pollos volados en cada intento de reproducción disminuye según aumenta la densidad de reproductores (Fig. 3) y también a medida que avanza la temporada de reproducción. El número de pollos volados producidos en polladas exitosas (con al menos un pollo volado) se encuentra igualmente influenciado por la fecha de puesta ($F_{1,119} = 15.03$, $p = 0.002$, Tabla 3), pero en cambio no se observa un efecto de la densidad de reproductores en un área de 2 Km de radio alrededor del nido (Fig. 3).

Sólo el 39.2% de los intentos de reproducción ($n = 316$) produjeron polladas exitosas. La probabilidad de éxito reproductor disminuye con la densidad reproductora 1 en áreas de 2 Km de radio ($F_{1,180} = 21.62$, $p < 0.0001$) y con la fecha de puesta ($F_{1,132} = 12.08$, $p = 0.0007$) (Tabla 3). En el 44.6 % de los nidos examinados ($n = 316$) se registraron fracasos completos en la eclosión relacionados con la fecha de puesta ($F_{1,164} = 47.26$, $p < 0.0001$, Tabla 3). La mayor parte de los fracasos completos en la eclosión se debieron a la depredación, frente al abandono o a causas desconocidas (Fig. 4). En el 29% de los nidos en los que eclosionaron huevos ($n = 175$), no voló ningún pollo. Los fracasos en la reproducción se relacionaron positivamente con la densidad reproductora 1 en áreas de 2 Km de radio ($F_{1,147} = 31.24$, $p < 0.001$, Tabla 3), aunque un modelo alternativo que incluye la densidad reproductora 2 en áreas de 2 Km de radio, resultó casi igualmente probable (Tabla 3). La depredación causó la mayor parte de los fracasos

en la reproducción (Fig. 4) y el resto se debieron a la muerte de los pollos por inanición (causadas con frecuencia por condiciones climatológicas adversas o por la muerte por depredación de alguno de los progenitores u otros motivos desconocidos).

Figura 3. Relación entre la densidad de reproductores (número de parejas en un área de 2 Km de radio, incluyendo las parejas que nidifican en el mismo edificio) y el número de pollos de nidadas exitosas (en blanco) y el número de pollos de todas las nidadas, incluyendo las fracasadas (en negro). Las barras representan la media \pm SE

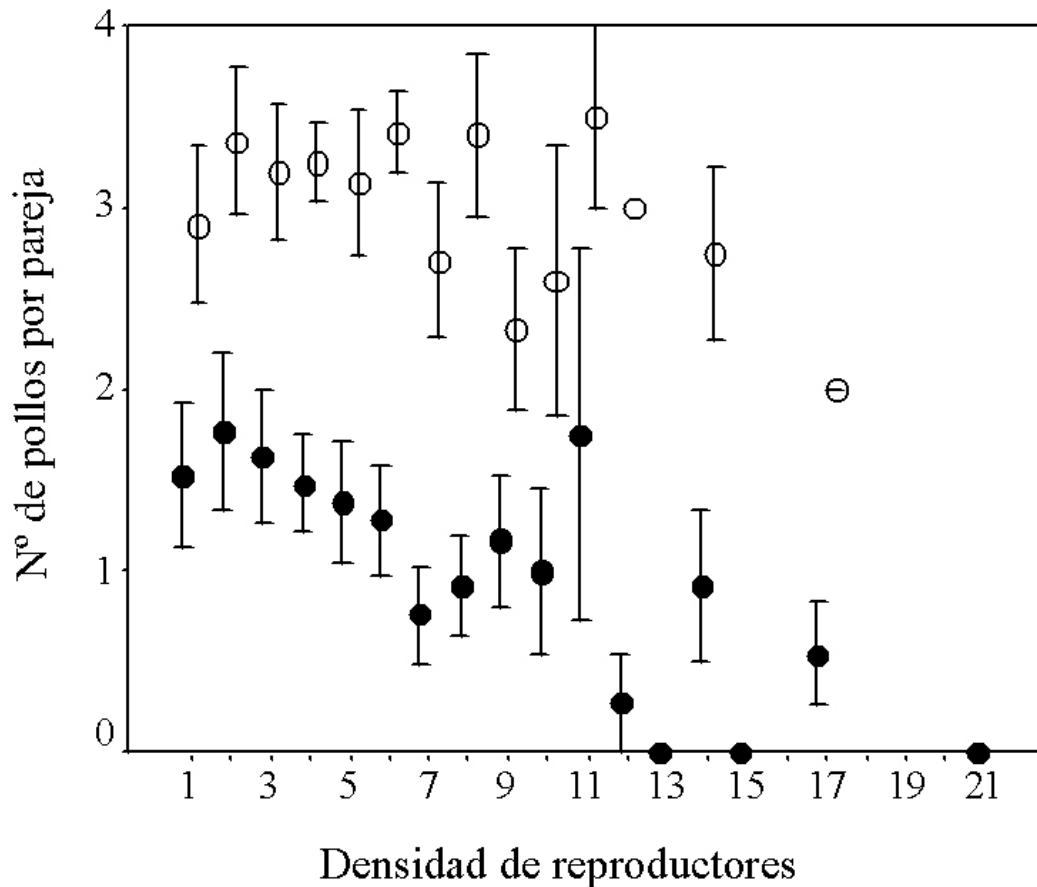
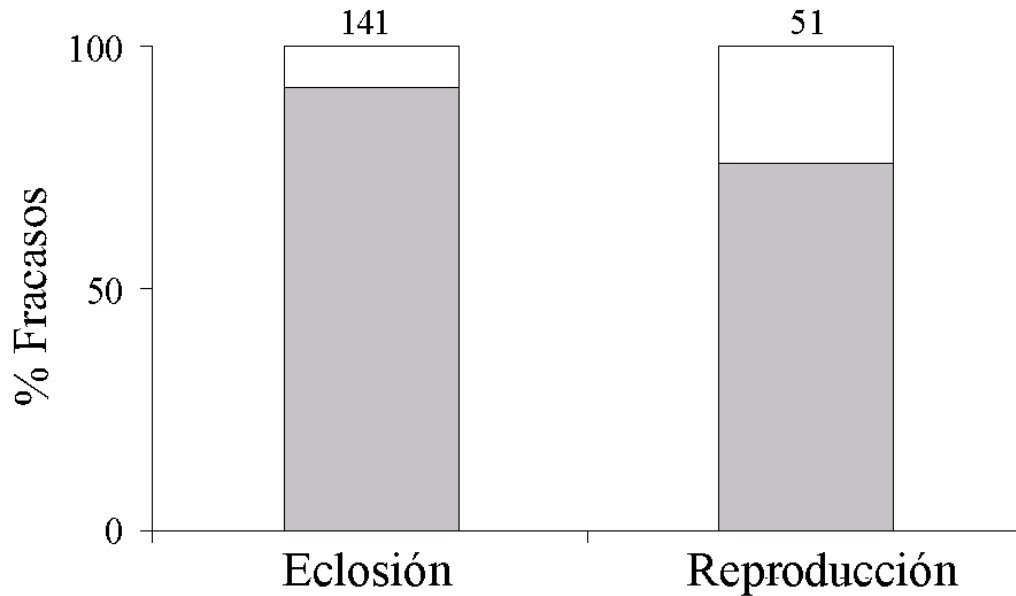
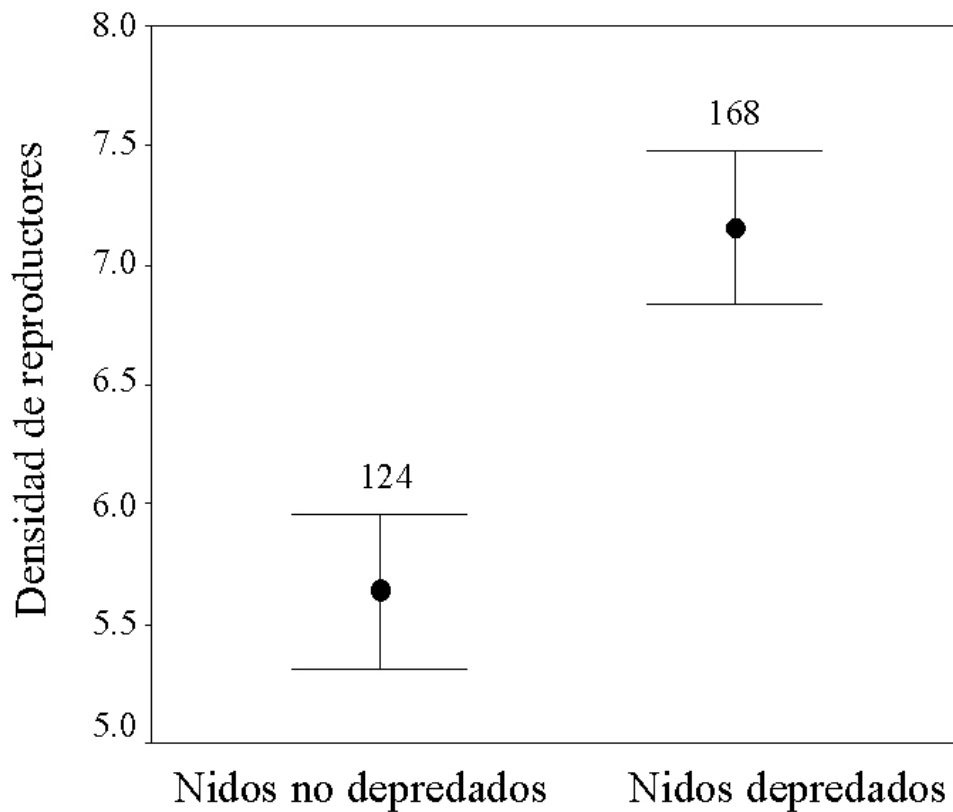


Figura 4. Porcentaje de fracasos completos de eclosión y reproducción debido a la depredación (en gris) u otras causas (en blanco) en nidos de Chova Piquirroja. El tamaño muestral se especifica sobre las barras.



El 57.5% ($n = 292$) de los nidos muestreados fueron depredados. Para el análisis de la depredación se excluyeron los nidos abandonados con huevos o pollos muertos por inanición ($n = 24$). La probabilidad de depredación de los nidos se incrementa con la densidad reproductora 1 en áreas de 2 Km de radio ($F_{1,128} = 74.13$, $p < 0.0001$, Fig.5) y la fecha de puesta ($F_{1,94} = 50.78$, $p < 0.0001$) (Tabla 3). Los análisis que excluyen los nidos depredados por humanos (8.5 %, $n = 292$) mostraron resultados similares, con las mismas variables significativas y la misma interpretación.

Figura 5. Relación entre la densidad de reproductores (número de parejas en un área de 2 Km de radio, incluyendo las parejas que nidifican en el mismo edificio) y la depredación de los nidos. El tamaño muestral se presenta sobre las barras. Las barras representan media \pm SE.



DISCUSIÓN

Los estudios sobre la variación espacial de la reproducción a gran escala son escasos, sobre todo aquellos que consideran el efecto de múltiples variables de distinta naturaleza sobre diferentes estadios de la reproducción (Paradis *et al.*, 2000; Krüger, 2002). Para entender cuáles son los factores limitantes en las poblaciones de aves y en sus parámetros de la reproducción se ha insistido a menudo en la necesidad de considerar distintas fuerzas selectivas, que podrían actuar simultáneamente en las poblaciones (Newton, 1998; Baillie *et al.*, 2000). En este estudio se han analizado,

múltiples factores, a diferentes escalas, que podrían determinar la variabilidad en los distintos parámetros de la reproducción en la chova. La principal conclusión es que, aunque diferentes factores limitantes pueden actuar de forma simultánea sobre los distintos parámetros de la reproducción, los determinantes más importantes de la reproducción en la chova son los procesos dependientes de la densidad y principalmente aquellos relacionados con la depredación de los nidos, debido a la atracción de los depredadores hacia zonas con alta densidad de parejas reproductoras.

Este estudio corrobora que los lugares de nidificación son un recurso limitado en la población objeto de estudio, tal como sucede en la mayoría de aves trogloditas (Newton, 1994, 1998) y como sugerían estudios previos sobre la chova (Blanco *et al.*, 1997, 1998a, b). La distribución de los lugares de nidificación puede ejercer una influencia fundamental en la distribución y en la agregación de las parejas reproductoras, lo que a su vez influye sobre toda la reproducción o bien sobre determinados parámetros. Concretamente, la limitación de los lugares de nidificación puede establecer diferentes escenarios de densidad de reproductores dependiendo de la distribución espacial de los nidos, con consecuencias en la agregación o dispersión de las parejas reproductoras y de los individuos no reproductores (Kokko y Sutherland, 1998; Kokko *et al.*, 2004; Carrete *et al.*, 2006b).

La agregación de parejas reproductoras, que se encuentra claramente relacionada con la limitación de los lugares de nidificación, tiene efectos variables sobre los distintos parámetros de la reproducción. Por una parte, la agregación en un mismo edificio sólo tiene efectos sobre la fecha de puesta (véase también Blanco *et al.*, 1998a) y por otro, la fecha de puesta influye sobre los posteriores eventos de la reproducción, especialmente sobre el tamaño de puesta y de pollada como consecuencia de un efecto “*en cascada*” en el proceso de la reproducción (Clutton-Brock, 1991). Los individuos que comenzaron antes la puesta tuvieron una mayor probabilidad de realizar puestas más grandes y por tanto, de criar un mayor número de pollos. La agregación de parejas nidificantes en un mismo edificio puede retrasar el comienzo de la puesta, debido a las interacciones agresivas y a la competencia entre reproductores, así como a las interacciones con individuos no reproductores, atraídos por las agregaciones de parejas y por los bandos de alimentación (véase también Blanco *et al.*, 1998a, c). Asimismo, los individuos agregados suelen diferir en edad, experiencia o calidad fenotípica de aquellos individuos

que nidifican en solitario (Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Brown y Brown 2001, obs. pers.). En este caso, el comportamiento territorial puede prevenir el acceso de jóvenes, subordinados e inexpertos a áreas preferentes, por lo que se incrementa el uso de territorios de baja densidad (Newton, 1998; Sergio y Newton, 2003) o la agregación de individuos de baja calidad en agrupaciones de parejas o colonias (Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Brown y Brown, 2001).

La fecha de puesta, el tamaño de puesta y el número de pollos volados (en nidadas exitosas) no se vieron aparentemente influidos por otros factores sociales, tales como la densidad de reproductores y/o no reproductores, o ambientales relacionados con las características del área a diferentes escalas. Esto sugiere que las puestas tempranas en parejas solitarias pueden ser consecuencia de una mejor optimización de los recursos, que, gracias al comportamiento territorial, no tendrían que compartirse con otros individuos (Bignal *et al.*, 1997; Blanco *et al.*, 1998a; Kerbiriou *et al.*, 2006). Dicho comportamiento territorial, además podría incrementarse como consecuencia de la escasez de lugares de nidificación.

El éxito reproductor se relaciona negativamente con la densidad de reproductores en el área de estudio. Esto podría ser debido a la alta competencia intraespecífica por el alimento en territorios saturados, lo que reduciría el éxito reproductor (Dhondt y Schillemans, 1983) y/o a la mayor probabilidad de depredación en “puntos calientes de alimentación”, es decir, zonas con abundantes nidos (Martin, 1988a; Oro *et al.*, 1999). De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, la depredación de los nidos (sobre huevos o pollos) sería la causa más importante de fracasos en la eclosión y en la reproducción. Los fracasos producidos por escasez de alimento (huevos no viables o pollos muertos por inanición a causa de la competencia intraespecífica, ver Newton, 1998), suponen un porcentaje muy inferior. Por otra parte, según nuestros resultados, la capacidad para criar más o menos pollos en parejas exitosas no depende de la densidad de reproductores, sino que depende de la fecha de puesta. Sólo cuando se tiene en cuenta el total de pollos volados (incluyendo nidos en los que no llega a volar ningún pollo), se encuentra un efecto claro de la densidad de reproductores en el tamaño de la pollada, como consecuencia directa de la depredación total del nido que sí aumenta con la densidad. De hecho, sólo la densidad de reproductores a la escala del territorio (área de 2 Km de radio) influye sobre la reproducción, especialmente sobre aquellos parámetros

que resumen el proceso de la reproducción, como el éxito reproductor y el número total de pollos volados. Estos parámetros varían entre parejas debido al impacto de la depredación de los nidos, aunque sin información precisa sobre la identidad y el impacto de las especies depredadoras resultar difícil valorar el efecto de la depredación a la escala real a la que tiene mas impacto (Kareiva y Odell, 1987; Hogstad, 1995). Sin embargo, la densidad de reproductores a escala de 2 Km de radio se presenta de nuevo como el mayor determinante de la depredación de los nidos, lo que indica que las características particulares de la actividad, distribución o abundancia de los depredadores se expresa fundamentalmente a esa escala (Hogstad, 1995; Blanco y Bertelloti, 2002), lo cual debería confirmarse con información adicional sobre la identidad de los depredadores en cada caso.

La densidad de reproductores, influenciada por la distribución espacial de los lugares de nidificación, puede depender de la agrupación de parejas solitarias (una pareja por edificio) en áreas con una alta disponibilidad de lugares de nidificación, o bien de la agregación de parejas en un mismo edificio en áreas con una menor disponibilidad de lugares de nidificación. Ambos condicionantes pueden favorecer que la depredación de los nidos sea dependiente de la densidad. Así, los depredadores podrían centrar sus esfuerzos de búsqueda en áreas donde las presas son más abundantes, desarrollando búsquedas restringidas a áreas concretas (Kareiva y Odell, 1987) o restringiendo la “imagen de búsqueda” a un tipo de presa ya encontrada en otras ocasiones (Tinbergen *et al.*, 1967). Los resultados también sugieren que la presión de depredación puede depender a su vez de patrones de densidad a escalas amplias, como indica el efecto de la depredación según aumenta la densidad de reproductores en los territorios (2 Km), mas que en las áreas centrales de campeo (0.5 Km), o como consecuencia de la agregación de las parejas en edificios o la distancia entre parejas.

Al contrario de lo que ocurre en otras especies, el incremento en la densidad de las parejas reproductoras no proporciona beneficios relacionados con el éxito reproductor, a través por ejemplo de la formación de grupos de defensa contra depredadores, ni siquiera en las mayores agregaciones de parejas nidificando en un mismo edificio. De hecho, no se observó ningún efecto aislado del sistema social de nidificación seleccionado (solitario o agregado) sobre la depredación de los nidos. Esto indica que la nidificación agregada proporciona a los individuos oportunidades para

reproducirse en casos de limitación de lugares de nidificación, y no es una estrategia utilizada para reducir el riesgo de depredación por efecto de dilución o defensa comunal. (Wittenberger y Hunt, 1985). De hecho, las chovas raramente atacan a potenciales depredadores (Blanco y Tella, 1997), ya que esto puede suponer arriesgar sus vidas. Aquellos depredadores contra los cuales podrían defender el nido de forma agresiva, aunque arriesgada, suelen tener un impacto pequeño, como por ejemplo determinadas rapaces diurnas que depredan principalmente sobre volantones (Blanco y Tella, 1997).

Los depredadores que causan un mayor impacto (zorro *Vulpes vulpes* y rata parda; Blanco y Tella, 1997) son nocturnos, lo que impide la defensa activa de los nidos por las parejas solitarias o por los bandos de reproductores (Tella, 1996; Blanco y Tella, 1997). Los zorros podrían realizar búsquedas restringidas en áreas concretas donde han encontrado presas anteriormente, por lo que la depredación aumentaría en zonas de alta densidad de reproductores (incluyendo agregaciones de parejas en edificios), y como consecuencia, la agregación para nidificar podría suponer importantes costes (Wittenberger y Hunt, 1985). La presencia de ratas en los edificios no está relacionada con el éxito en la reproducción, aunque su abundancia, que no fue medida, podría desempeñar un papel importante. Las ratas son, probablemente, los mayores depredadores de nidos de chova y de otras especies que nidifican en edificios en el área de estudio (ver también Tella, 1996 y Serrano *et al.*, 2004) puesto que suelen constituir grandes colonias en los mismos, beneficiándose también de la presencia de chovas y otras especies presa (Tella *et al.*, 1993). Por tanto, los hábitos, la movilidad y la posible abundancia de los dos principales depredadores podrían explicar el papel que desempeña la densidad de los reproductores sobre la depredación de los nidos, y su actuación como fuerza selectiva principal sobre el éxito reproductor. La presencia de otros depredadores potenciales (como la lechuza común) y de una especie protectora (cernícalo primilla, ver Blanco y Tella, 1997) que comparten los edificios con la chova, es escasa (< 10 % de los edificios, n = 296) y no se relaciona con ningún aspecto de la reproducción de la especie, teniendo en cuenta que se ha valorado una zona de estudio muy amplia, que incluye subáreas con abundancias variables de lechuza y de colonias de cernícalo primilla.

El efecto de la fecha de puesta sobre el aumento de los fracasos en la eclosión y en la disminución en general del éxito reproductor podría indicar una menor calidad de

los reproductores tardíos (ver revisión en Sergio *et al.*, 2007), debido a una mayor vulnerabilidad de sus nidos frente a los depredadores (Newton, 1998) o como reflejo de las variaciones estacionales en los ciclos de reproducción de los distintos depredadores con un impacto variable sobre sus presas (Lack, 1954). La depredación, vista como la mayor causa de fracasos en la reproducción, puede desempeñar un papel importante en la disminución del éxito reproductor según avanza la temporada de reproducción, ya que los depredadores pueden tardar un tiempo en reconocer a sus presas estacionales y en detectar zonas de alta densidad de ellas (Lariviere y Messier, 1998). Una vez que un nido es depredado, se liberan señales olfativas y visuales desde el depredador o desde el nido depredado (por ejemplo, cáscaras de huevo rotas, restos de yema o sangre) que pueden advertir de la presencia de abundantes presas en un determinado lugar y atraer a más depredadores de la misma o de diferente especie. Esto puede tener implicaciones en la depredación dependiente de la densidad, incrementando el riesgo de depredación según avanza la temporada de reproducción (Wada, 1994).

Los individuos no reproductores podrían tener influencia en la dinámica poblacional al incrementar la densidad local, interfiriendo o compitiendo indirectamente con los reproductores (Kokko y Sutherland, 1998; Carrete *et al.*, 2006b). Sin embargo, en este estudio no se han encontrado efectos de la distribución y abundancia de los individuos no reproductores sobre la reproducción y la depredación de los nidos. Podría existir algún efecto no detectado en el retraso de la puesta de las parejas agregadas, como consecuencia de la incorporación de nuevas parejas procedentes de dormitorios comunales (Capítulo 4 y 5), los cuales se encuentran a menudo localizados en edificios que también albergan un gran número de parejas reproductoras (obs. pers.). Los efectos de la competencia por el alimento dependiente de la densidad sobre la reproducción son más difíciles de detectar en áreas grandes, porque la variación en la densidad puede ser interpretada como una respuesta a la calidad del hábitat (Lindström *et al.*, 2005). Sin embargo, la competencia por el alimento entre reproductores y no reproductores puede ser escasa debido a la alta movilidad de los individuos no reproductores, que no tienen las restricciones espaciales asociadas a la reproducción, y pueden descartar las áreas de campeo que utilizan preferentemente los reproductores (Blanco *et al.*, 1998b). Gracias a esa mayor movilidad, los individuos no reproductores pueden usar áreas de campeo sólo parcialmente compartidas, y de forma temporal, con determinadas parejas. De hecho, la media de la distancia entre los lugares de nidificación y los dormitorios durante el

periodo de reproducción es mucho mayor (6.5 Km) que el área de campeo de las parejas reproductoras, e incluso mayor que el área máxima usada por las mismas. Además, la presencia y abundancia de no reproductores en dormideros comunales, en edificios utilizados también por los reproductores, no tienen efecto sobre la depredación de los nidos. Los principales depredadores (zorros y ratas) aunque son nocturnos raramente depredan sobre adultos en la temporada de reproducción, y en todo caso depredan sobre hembras incubando y empollando (obs. pers).

Este estudio demuestra que la depredación dependiente de la densidad desempeña un papel muy importante en la reproducción de la población de chovas en el Valle del Ebro. Pueden encontrarse diferentes escenarios de densidad de reproductores en la población, en función de la disponibilidad y la distribución espacial de los nidos, que pueden determinar a su vez el sistema social de nidificación (territorial o agregado). En los territorios de alta densidad, el éxito reproductor es bajo debido a que la depredación de los nidos es dependiente de la densidad. La depredación puede tener consecuencias importantes no sólo sobre la reproducción, sino también sobre la dinámica de las poblaciones, dependiendo de la intensidad de la depredación dependiente de la densidad (Brawn y Robinson, 1996; Serrano *et al.*, 2005), que a su vez tiene que ver con los diferentes gremios de depredadores y las distintas características del hábitat (Miller y Knight, 1993; Hogstad, 1995; Blanco y Bertellotti, 2002). Esto puede ser especialmente evidente en la especie objeto de estudio, debido a la tenacidad de los reproductores por mantener los mismos lugares de nidificación año tras año a pesar de los recurrentes fracasos debido a la depredación o a otras causas (Zuñiga, 1988; Capítulo 1 y 5). A diferencia de la chova, otros córvidos no reutilizan el lugar de nidificación al año siguiente tras un episodio de depredación (Baeyens, 1981; Eggers *et al.*, 2006), lo cual puede ser debido a la menor limitación de lugares de nidificación en especies con nidos abiertos en árboles que en especies trogloditas (Newton, 1994). El hecho de que la depredación afecta con mayor intensidad a parejas nidificantes en zonas de alta densidad, que no varían la localización de sus lugares de nidificación, incluso ante una situación de depredación recurrente, puede suponer que sólo una pequeña proporción de parejas contribuya de forma significativa a producir la mayoría de los descendientes (Newton, 1989), originando así variaciones espaciales en la reproducción y la demografía (Blanco *et al.*, 1998a; Reid *et al.*, 2006).

La Chova Piquirroja tiene un estatus de conservación desfavorable en Europa (BirdLife International, 2004). El derrumbamiento de los edificios, desde su abandono en la década de los sesenta en el Valle del Ebro, y la transformación de pseudoestepa árida dedicada a una agricultura extensiva tradicional, en cultivos intensivos de regadío, puede tener impactos transcendentales sobre la población (Blanco *et al.*, 1997, 1998b). Una progresiva pérdida de los lugares de nidificación en esta especie troglodita podría tener graves consecuencias en los procesos dependientes de la densidad que regulan la población a través del aislamiento o la agregación de las parejas reproductoras, según la distribución espacial y la disponibilidad de los lugares de nidificación restantes. Por otra parte, la pérdida de hábitat, tanto de alimentación como de nidificación, puede variar espacialmente dependiendo principalmente de la influencia humana (Baillie *et al.*, 2000). Por ello, tratar de entender como la densidad de reproductores, a diferentes escalas espaciales, y la depredación dependiente de la densidad influyen sobre el tamaño y la persistencia de las poblaciones, puede ser muy útil para su manejo y conservación.



Influencia de las características de los lugares de nidificación sobre la depredación de los nidos en la chova piquirroja: un estudio a distintas escalas

INTRODUCCIÓN

La depredación de los nidos es la principal causa del fracaso en la reproducción en la mayoría de las aves, por lo que se la considera uno de los factores más influyentes en la evolución de sus historias vitales (Ricklefs, 1969; Martin, 1995; Thompson, 2007). La depredación de los nidos puede ser muy variable en el espacio y en el tiempo, ya que las aves se encuentran expuestas a una gran variedad de depredadores y condiciones ambientales (ver revisión en Thompson, 2007). Por lo tanto, la selección de un determinado lugar de nidificación, con el fin de evitar la depredación, puede representar una adaptación de primer orden en las historias de vida de las aves (Martin y Roper, 1988; Martin, 1995) y suele estar relacionada con determinadas características del nido, como por ejemplo la altura (Marzluff, 1988; Nilsson, 1984; Li y Martin, 1991; Thompson y Burhans, 2004; pero ver también Albano, 1992; Christman y Dhont, 1997), el sustrato de nidificación (Martin, 1988a, b), la accesibilidad (Collias y Collias, 1984; Holway, 1991), la ocultación (Nolan 1978; Li y Martin, 1991; Newton, 1998; pero ver también Gottfried y Thompson, 1978; Tryjanowski *et al.*, 2000) y la orientación (Nolan, 1978; Martin y Roper, 1988). Otra estrategia para evitar la depredación consiste en nidificar cerca de especies agresivas, en ocasiones también depredadoras, que pueden proteger eventualmente a las especies asociadas frente a depredadores generalistas más peligrosos, por lo que se reduce el riesgo de depredación gracias a esta “asociación protectora” (Collias y Collias, 1984; Blanco y Tella, 1997; Morkkonen *et al.*, 2007). La depredación de los nidos también puede depender de factores estacionales (Lack 1954; Lariviere y Messier, 1998; Grant *et al.*, 2005; Capítulo 2) y ambientales a escalas espaciales amplias, que determinan la composición y abundancia de la comunidad de

especies depredadoras (Robinson *et al.*, 1995; Thompson *et al.*, 2002; Thompson y Burhans, 2003), aunque la gran mayoría de estudios se ha centrado en la relación entre la densidad de nidos y la depredación de los mismos (depredación de nidos dependiente de la densidad; ver Capítulo 2). Por otro lado, los depredadores podrían haber evolucionado para ser mas eficientes en la búsqueda de sus presas, promoviendo así una “carrera de armamentos” entre depredadores y presas (Brodie y Brodie, 1999) desarrollada a escalas temporales y espaciales variables (Stokes y Boersma, 2000; Fauchald *et al.*, 2000, ver Capítulo 2), debido a las diferentes características ambientales y historias vitales de ambas partes. Asimismo, el impacto de la creciente intrusión de las actividades humanas en los hábitat naturales podría influir de distintas formas en las relaciones entre depredadores y presas (Jokimaki y Huhta, 2000; Marzluff y Neatherlin, 2006; Baudains y Lloyd, 2007; Capítulo 2).

Los resultados de los estudios mencionados (ver también revisión en Thompson, 2007) proporcionan evidencias del impacto de uno o varios factores sobre la depredación de los nidos. Por lo tanto, no es posible predecir con fiabilidad qué factores podrían ser más influyentes en la depredación de los nidos de determinadas especies en particular, ni la evolución de las estrategias seleccionadas para evitar la depredación en general (Martin, 1988a, b, 1995). Hasta el momento, existen pocos estudios sobre depredación de nidos que consideren el efecto de múltiples factores espacio-temporales a distintas escalas (Thompson *et al.*, 2002). En este estudio se ha evaluado la importancia de los factores relacionados con las características del microhábitat de nidificación, así como el posible impacto de variables sociales, poblacionales, y ambientales a distintas escalas sobre la depredación de los nidos de chova piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). En un estudio previo se mostró que la depredación de los nidos en la población objeto de estudio es dependiente de la densidad (Capítulo 2), pero no se evaluaron los efectos potenciales del microhábitat de nidificación que, como se ha mencionado anteriormente, pueden desempeñar un papel importante en la depredación (ver también Martin y Roper, 1998; Li y Martin, 1991; Filliater, *et al.*, 1994). En concreto, en este estudio se pretende determinar si la depredación de los nidos depende de las características de los lugares donde éstos han sido construidos y de su potencial accesibilidad para los depredadores, más que exclusivamente de la atracción de los mismos hacia zonas de alta densidad de presas (Collias y Collias, 1984; Martin, 1988a, Martin, *et al.*, 2000; Capítulo 2). Este es uno de los pocos estudios que valora el efecto de múltiples factores a diferentes escalas

que podrían actuar de forma potencial sobre la depredación de los nidos, en el que se incluyen las características del nido y del lugar de nidificación, con el fin de evaluar la contribución relativa de cada factor en un contexto poblacional.

MATERIAL Y MÉTODOS

Métodos de muestreo

El estudio se llevó a cabo entre 2003 y 2005 en el Valle del Ebro, Aragón. Una descripción detallada del área de estudio se puede consultar en la Introducción General y en el Capítulo 2. Cada primavera se censó el área de estudio con el fin de localizar las parejas reproductoras. Se anotaron en cada caso las siguientes características del nido: altura, nidotópica (nidos situados en repisas, vigas, agujeros, columnas y en el suelo) y emplazamiento del nido (en el interior o en el exterior del edificio) (Apéndice 2). También se registraron las características del lugar de nidificación: tipo de edificio utilizado para nidificar (casas de labor o “mases”, caserones o “masías”, almacenes, garajes, naves, corrales y parideras), estado de conservación del edificio (*bien conservado*: cuando el edificio mantiene tejado y paredes; *casi ruina*: cuando el edificio no mantiene completamente paredes o tejado; *ruina*: cuando del edificio solo quedan pared/es o conjuntos de piedras), y se anotó si el edificio estaba abierto o cerrado antes de acceder a él (si el edificio tenía puertas y ventanas abiertas o grandes agujeros producidos por un mal estado de conservación), ya que esto puede determinar la posibilidad de acceso a los edificios (y por tanto a los nidos) de depredadores de mediano o gran tamaño, como zorros (*Vulpes vulpes*) o perros (*Canis canis*). Además, se registró la frecuencia de uso del edificio por parte de los humanos que realizan labores agrícolas y ganaderas en la zona, específicamente si el uso ha sido frecuente, esporádico o inexistente (Apéndice 1). También se registró la presencia en los edificios de individuos reproductores de lechuza común (*Tyto alba*) y rata parda (*Rattus norvegicus*) (Apéndice 1) que son depredadores comunes de los nidos en el área de estudio (Blanco y Tella, 1997, obs.pers.), así como de cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), mochuelo europeo (*Athene noctua*) y grajilla (*Corvus monedula*) como potenciales depredadores de nidos (Apéndice 2). Por último, se registró la existencia de colonias de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) (Apéndice 1), especie que suele defender el edificio frente a

los depredadores, gracias a lo cual las parejas de chova podrían obtener beneficios en la reproducción (Blanco y Tella, 1997).

Se registró por otra parte toda una serie de parámetros de la reproducción que podrían influir en la probabilidad de depredación de los nidos (Apéndice 2). La fecha de puesta, definida como el número de día a partir del 1 de enero en que se puso el primer huevo, se registró de dos maneras, o bien visitando el nido antes y durante la puesta (ver Capítulo 1), o bien estimándola *a posteriori* a partir de la edad de los pollos, de acuerdo a una ecuación en la que se utilizan el peso de los pollos (g) y la medida de la cuerda máxima del ala (mm) (días del pollo = $-0.0145 + 0.0389 \cdot \text{peso} + 0.0893 \cdot \text{ala}$, $r = 0.98$, $n = 436$, $P < 0.0001$). Se registró el tamaño de puesta final y, una vez concluidas las eclosiones, se determinó el tamaño de pollada. El resto de variables sociales, poblacionales y ambientales de los lugares de nidificación se describen en el apartado de Métodos del Capítulo 2 o en el Apéndice 1.

Determinación de la depredación de los nidos

La depredación se evaluó en nidos accesibles para nosotros (a menos de 6 m y en edificios con posible acceso a su interior) de todas las subáreas del área de estudio. Los nidos se consideraron depredados cuando se encontraron restos de pollos o huevos con signos de depredación, o cuando los huevos y los pollos desaparecieron totalmente de los nidos y sus alrededores. La depredación parcial de puestas o polladas en esta especie es muy infrecuente (Blanco y Tella, 1997; Capítulo 1). También se analizó la depredación excluyendo el impacto humano directo, con el fin de evaluar la relación real entre la densidad de reproductores y la depredación de los nidos, debido a que los humanos podrían tener un efecto mayor en zonas de alta concentración de edificios, que son utilizadas con más frecuencia por agricultores y ganaderos (obs. pers.). Se constataron como evidencias claras de depredación humana la existencia de nidos movidos de su lugar o destruidos con piedras, y la presencia de huevos rotos con piedras y no consumidos o de pollos muertos con la cabeza destruída y sin marcas de mordiscos.

Análisis de datos

Se utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLIMMIX macro de SAS, Littell *et al.*, 1996). La depredación de los nidos (0-1) se usó como variable respuesta en modelos con error binomial y función *logit*. El año se incluyó como factor aleatorio para controlar por las diferencias interanuales en la depredación. La identidad de la subárea y el lugar de nidificación (edificio) se incluyeron en todos los modelos como factores aleatorios, con el fin de evitar la pseudorreplicación debido a que se han considerado muchos nidos del mismo edificio y muchos edificios del mismo subárea, donde las parejas reproductoras pueden estar sometidas a idénticas presiones selectivas. También se incluyó la identidad del nido como factor aleatorio, ya que se incluyeron en los modelos datos de depredación del mismo nido de tres años distintos. Los procedimientos estadísticos realizados en este capítulo son los mismos del Capítulo 1 (consultar en apartado Métodos). Como variables independientes se utilizaron las descritas en los Apéndices 1 y 2. Los grados de libertad se calcularon según el método Satterwaite.

RESULTADOS

En los tres años de estudio se obtuvieron datos de 705 intentos de reproducción correspondientes a 405 parejas reproductoras. Se describieron las características de 428 nidos diferentes, con el fin de evitar la pseudorreplicación derivada del uso de los mismos nidos en años consecutivos por las mismas parejas. También se seleccionaron aquellos nidos que fueron cambiados de lugar en el edificio, pero que presumiblemente pertenecían a la misma pareja.

La altura media de los nidos fue de 2.54 ± 1.03 m ($n = 428$; rango 1-7 m). La altura media de los nidos exitosos fue de 2.40 ± 1.02 ($n = 174$) y la de los nidos depredados 2.64 ± 1.07 ($n = 253$). La mayor parte de los nidos (94.9 %, $n = 428$) se localizaron en el interior del edificio. Sólo 22 (5.1 %, $n = 428$) se localizaron en el exterior y siempre en agujeros relativamente profundos. Los nidos anotados sobre repisas (de madera, cemento, piedra o bien sobre distintos enseres del interior de los edificios) fueron los más numerosos (Tabla 1). Las tasas de depredación de nidos se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Emplazamientos y tasas de depredación de los nidos de chova piquirroja en el Valle del Ebro en el periodo comprendido entre 2003-2005. Emplazamiento: nidotópica de los nidos seleccionados ($n = 428$, ver texto), n : número de nidos en cada sustrato soporte, E (%): porcentaje de nidos en cada sustrato soporte. Tasa de depredación: tasa de depredación de los nidos según el sustrato soporte D (%): nidos depredados (porcentaje de nidos depredados).

	Emplazamiento				Tasa de depredación			
			2003		2004		2005	
	n	E (%)	n	D (%)	n	D (%)	n	D (%)
Repisas	161	37.6	87	38 (43.6)	114	55 (48.2)	71	37 (52.2)
Vigas	147	34.3	69	44 (63.7)	99	65 (65.6)	70	49 (70.0)
Columnas	76	17.7	32	19 (59.3)	56	37 (66.0)	38	28 (73.6)
Agujeros	38	8.8	10	4 (40.0)	28	17 (60.7)	16	11 (68.7)
Suelo	6	1.6	5	1 (20.0)	3	0 (0)	7	4 (57.1)
Total	428	100	203	106	300	174	202	129

Las características del lugar de nidificación (edificio) se describieron sobre 342 edificios diferentes, ya que en la población estudiada muchas parejas comparten edificio para nidificar (ver Capítulo 2). Las casas de labor o “mases” fueron los edificios más utilizados (ver Tabla 2). Las tasas de depredación de los nidos según el tipo de edificio utilizado se muestra en la Tabla 2.

Tabla 2. Tipo de edificio utilizado por parejas nidificantes de chova piquirroja y tasas de depredación de los nidos en el periodo comprendido entre 2003-2005. Tipo de edificio: tipo de edificio, en el que se tiene en cuenta solamente los edificios seleccionados ($n = 342$, ver texto), n_1 : número de edificios de distinto tipo ocupados por chova, T (%): porcentaje de cada tipo de edificio. Tasa de depredación: tasa de depredación de los nidos en cada tipo de edificio, n_2 : número de nidos en cada tipo de edificio, D (%): nidos depredados (porcentaje de nidos depredados).

	Tipo de edificio		Tasa de depredación					
	n_1	T (%)	2003		2004		2005	
			n_2	D (%)	n_2	D (%)	n_2	D (%)
Mases	202	59.1	122	67 (54.9)	143	81 (56.6)	85	54 (63.5)
Corrales	107	31.3	54	25 (46.2)	113	65 (57.5)	84	51 (60.7)
Parideras	17	5.0	21	12 (57.1)	27	19 (70.3)	24	18 (75)
Masías	6	1.8	1	0 (0)	9	7 (77.7)	7	4 (57.1)
Garajes	4	1.2	3	2 (66.6)	3	1 (33.3)	1	1 (100)
Naves	4	1.2	2	0 (0)	3	0 (0)	1	1 (100)
Graneros	1	0.3	0	0 (0)	1	1 (100)	0	0 (0)
Pozos	1	0.3	0	0 (0)	1	0 (0)	0	0 (0)
Total	342	100	202	106	300	174	202	129

En general, los edificios ocupados por chovas son antiguos, pero suelen estar en buenas condiciones (categoría “bien conservados”: 91.8%, $n = 342$). El 5.5 % ($n = 342$) de los edificios ocupados se encontraban en la categoría de “casi ruina” (con restos de tejado y paredes de piedra) y el 2.6 % ($n = 342$) en la de “ruina”. Además, el 98 % de los edificios contaban con ventanas, puertas abiertas o grandes agujeros debido a su deterioro. Los edificios antiguos abiertos fueron los que presentaron una mayor tasa de ocupación (95.4 %). Los restantes fueron mases cerrados (2 %) y ruinas (2.6 %, $n = 342$). La frecuencia de uso de los edificios por parte de humanos y las tasas de depredación se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Uso humano de los edificios ocupados por chova piquirroja y tasa de depredación de los nidos en el periodo comprendido entre 2003-2005. Uso humano: Frecuencia de uso humano de los edificios, en el que se tienen en cuenta solo los edificios seleccionados ($n = 342$, ver texto), n_1 : número de edificios ocupados por chova según la frecuencia de uso humano, U (%): porcentaje de edificios ocupados según la frecuencia de uso humano; Tasa de depredación: Tasa de depredación de los nidos en cada edificio según la frecuencia de uso humano, n_2 : número de nidos en cada edificio según la frecuencia de uso humano, D (%): nidos depredados (porcentaje de nidos depredados).

	Uso humano		Tasa de depredación					
	n_1	U (%)	2003		2004		2005	
			n_2	D (%)	n_2	D (%)	n_2	D (%)
Inexistente	269	78.7	160	76 (47.5)	255	139 (54.5)	176	109 (61.9)
Esporádico	39	11.4	32	25 (78.1)	0	0	6	6 (100)
Frecuente	34	9.9	11	5 (45.4)	45	35 (77.7)	18	14 (77.7)
Total	342	100	202	106	300	174	202	129

En el 58.01 % de los nidos accesibles para nosotros ($n = 705$) hubo depredación completa del nido (52.2 % en 2003, $n = 203$; 58.0 % en 2004, $n = 300$; 63.8 % en 2005 $n = 202$). Aunque no fue posible controlar la tasa de depredación de todos los nidos inaccesibles, sí se pudo controlar de una pequeña muestra ($n = 30$). La tasa de depredación entre nidos accesibles e inaccesibles no varía significativamente (G-test, $\chi^2_1 = 0.257$, $p = 0.61$). Los resultados de los modelos mixtos lineales generalizados obtenidos para explicar la variación de la depredación en los nidos de chova se muestran en la Tabla 4. Tanto la identidad de la subárea en la cual se encuentran los nidos (incluida para controlar el potencial efecto de la heterogeneidad espacial sobre las variables dependientes), como la identidad del lugar de nidificación (edificio) no fueron significativos en ningún modelo (*log-likelihood test*, todos $P > 0.4$), pero se mantuvieron en todos ellos para controlar la pseudorreplicación. La identidad del nido fue significativa en todos los modelos (*log-likelihood-test*, todos $P < 0.05$). Ninguna de las características del microhábitat de nidificación, tanto a la escala del sustrato soporte del

nido como del lugar de nidificación en sentido más amplio (edificio), explicó de forma significativa la variación en la depredación de los nidos. Los resultados de los modelos más adecuados para explicar esta variación refuerzan las conclusiones obtenidas en un solo año de estudio (véase Capítulo 2), tras incorporar las características del microhábitat de nidificación en los análisis de tres años consecutivos. El modelo más probable muestra que la depredación de los nidos aumenta con la densidad reproductora 1 en áreas de 2 Km de radio alrededor del nido ($F_{1, 118} = 10.24$, $p = 0.0018$, Tabla 4) y con la fecha de puesta ($F_{1, 341} = 10.18$, $p = 0.0015$, Tabla 4). Los análisis que excluyen los nidos depredados por humanos (9.7 %, $n = 705$) mostraron resultados similares, con las mismas variables significativas y la misma interpretación.

Tabla 4. Categorías de los modelos usados para explicar la variación en la reproducción de chova piquirroja. El modelo más probable presenta el valor de AICc menor. Los modelos igualmente probables son aquellos separados por menos de 2 puntos de AICc ($\Delta AICc < 2$) del modelo más probable. El signo de la tendencia se muestra entre paréntesis. El peso del modelo indica el poder explicatorio del mismo. Los pesos de todos los modelos propuestos suman 1 por definición.

Variable	Modelo hipotético	AICc	$\Delta AICc$	Peso
Depredación (0-1)	Densidad reproductora 1 en 2 Km radio (+), Fecha de puesta (+)	1880.8	0	0.95
	Fecha de puesta (+)	1886.7	5.9	0.05
	Densidad reproductora 2 en 2 Km radio (+), Fecha de puesta (+)	1893.5	12.7	0
	Densidad reproductora 1 en 2 Km radio (+), Fecha de puesta (+), Coordenadas latitudinales (-)	1915.2	34.4	0
	Densidad reproductora 1 en 2 Km radio (+)	2964.0	1083.2	0
	Densidad reproductora 2 en 2 Km radio (+)	2964.8	1084	0
	Coordenadas latitudinales (-)	3150.9	1270.1	0

DISCUSIÓN

La información sobre los factores generales que determinan la depredación de los nidos es escasa (Thompson, 2007) ya que la mayoría de los estudios examinan un reducido número de factores de entre los posibles. Los estudios integradores que consideran de forma simultánea los múltiples factores potenciales que determinan la depredación de

los nidos, pueden proporcionar conocimientos valiosos para intentar entender las presiones selectivas que ejercen influencia sobre la elección de los lugares de nidificación (Martin, 1995; Thompson *et al.*, 2002). Este estudio ha evaluado la importancia relativa de las características del microhábitat de nidificación, así como las variables sociales, poblacionales y ambientales a distintas escalas espaciales que influyen en la depredación de los nidos.

Los resultados muestran la ausencia de efectos significativos de las distintas características del microhábitat de nidificación sobre la depredación, tanto de forma independiente como asociada con otras variables. La mayor parte de los nidos se construyeron sobre repisas, vigas y columnas, generalmente en el interior de los edificios, y son muy conspicuos para el observador humano no sólo por su emplazamiento, sino por su tamaño (el diámetro medio externo es de 30-40 cm) y estructura (compuesta principalmente por ramas largas de *Salsola kali*), que en ocasiones puede alcanzar alturas considerables (hasta 1m de altura en los casos más extremos).

Aunque los principales depredadores de esta especie son nocturnos (zorro rojo y rata parda, ver Tella, 1996; Blanco y Tella, 1997; Capítulo 2), los nidos de chova piquirroja en el área de estudio se encuentran además expuestos ante una comunidad compleja de depredadores, formada por tres especies de reptiles (culebra de escalera *Elaphe scalaris*, culebra bastarda *Malpolon monspessulanus*, lagarto ocelado *Lacerta lepida*), dos especies de roedores (lirón careto *Elyomys quercinus* y rata parda), cuatro especies de carnívoros (garduña *Martes foina*, zorro rojo, gato doméstico *Felis catus* y perro) y siete especies de aves entre rapaces y córvidos, con lechuza común, cernícalo vulgar, mochuelo europeo, urraca *Pica Pica*, grajilla común, corneja negra *Corvus corone* y cuervo *Corvus corax* (Blanco y Tella, 1997). Estos depredadores muestran distinta abundancia a lo largo del área de estudio, utilizan diversas técnicas de búsqueda de presas y cubren todo el ciclo diario, lo que podría explicar la ausencia de diferencias entre nidos exitosos y depredados en la altura y en otras características del emplazamiento de los nidos (véase también Müller *et al.*, 2005; Christman y Dhont, 1997; Tryjanowski *et al.*, 2000). Estos resultados difieren de los obtenidos en un gran número de estudios sobre la depredación en nidos abiertos de passeriformes de pequeño tamaño, donde la altura a la que se construye el nido es un factor determinante de su éxito (ver revisiones en Nilsson, 1984; Li y Martin, 1991). La diversidad de especies

depredadoras también podría ser la causante de la ausencia del efecto de la nidotópica (sustrato soporte del nido) sobre la probabilidad de depredación, debido a la facilidad de las distintas especies de depredadores para acceder a los diferentes emplazamientos de los nidos. En cualquier caso, las variables consideradas referentes al microhábitat de nidificación pueden ser indicadoras de la accesibilidad para todos los depredadores en general, ya que no se han contemplado variables concretas de accesibilidad para los depredadores según las distintas técnicas de búsqueda de presas. Por otra parte, aunque la mayoría de los edificios ocupados se encuentran en un estado de conservación que permite la nidificación de las chovas, presentan a menudo grandes aberturas que permiten el acceso de todas las especies depredadoras presentes en el área de estudio. Aún así, las dos especies depredadoras con un mayor impacto, el zorro rojo y la rata parda (obs. pers., véase también Tella, 1996; Blanco y Tella, 1997; Capítulo 2) son abundantes (Gisbert y Palomo, 2002) y muy versátiles en cuanto a sus habilidades para acceder a los distintos emplazamientos de los nidos. Por tanto, a pesar de que el gremio de depredadores está formado por gran número de especies (Blanco y Tella, 1997), es probable que la influencia de un reducido número de ellas, con gran impacto depredador, haya determinado los resultados del estudio.

Tal como se expuso en el capítulo anterior (Capítulo 2), la depredación de los nidos es la principal causa del fracaso reproductor, mostrándose claramente dependiente de la densidad de parejas reproductoras en el área de estudio. Si se tiene en cuenta la variación en la densidad de parejas reproductoras dentro y entre las distintas subáreas debido a la disponibilidad variable de lugares de nidificación (edificios), es posible encontrar diferentes escenarios de interacción entre depredadores y presas atendiendo a la influencia de las condiciones ambientales sobre la abundancia de ambos protagonistas. En cualquier caso, la depredación por parte de las especies con un mayor impacto sobre el éxito reproductor podría ser incidental, debido a la actividad habitual de estos depredadores más que a una búsqueda activa de los nidos (ver Vickery *et al.*, 1992; Yanes y Suárez, 1996; Schmidt *et al.*, 2001; Schmidt, 2004). En este sentido, tanto el carácter oportunista y versátil en los hábitos de caza y alimentación de las dos principales especies depredadoras, como la restricción estacional de este tipo de presas a la primavera, sugieren que la depredación de los nidos podría ser un proceso incidental, al menos al comienzo de la temporada de reproducción. En el caso del zorro, por ejemplo, el acceso a los edificios al comienzo de la primavera podría producirse

principalmente como consecuencia de la búsqueda de otras presas como ratas y conejos, que crían en los edificios y que puede capturar a lo largo de todo el año. Otros depredadores oportunistas, como reptiles y lechuzas, suelen depredar sobre aquellos nidos cercanos a sus propios nidos o territorios (obs. pers.). Por ejemplo, la lechuza podría tener un efecto a pequeña escala sobre el éxito reproductor cuando cría en territorios de alta densidad de chovas, ya que depreda sobre la mayoría de los nidos cercanos que contengan pollos de menos de una semana de edad, los cuales suele almacenar en sus despensas (obs. pers.). La probabilidad de depredación del nido por otros depredadores oportunistas que utilizan distintos tipos de mecanismos para localizar a sus presas podría también aumentar según avanza el periodo reproductor, ya que durante el periodo de permanencia de los pollos en el nido la actividad parental podría ser utilizada por los depredadores para localizar los nidos (Martin *et al.*, 2000), lo que puede determinar el efecto de la fecha de puesta sobre la probabilidad de depredación.

Por otra parte, no se han encontrado efectos directos de la acción y de la actividad humana sobre la probabilidad de depredación de los nidos, debido a que la mayoría de los edificios ocupados se encuentran completamente abandonados, siendo ésta la causa principal de su derrumbamiento (Blanco *et al.*, 1997, 1998b). Por ello, la disponibilidad de lugares de nidificación es actualmente el factor limitante más importante en la población objeto de estudio (Capítulo 2). En los últimos años, la progresiva escasez de lugares de nidificación ha obligado a las parejas reproductoras a agregarse para nidificar, incrementando su densidad en determinadas zonas (Capítulo 2). La agregación de las parejas podría ser adaptativa si los individuos que toman esta decisión se basan en señales honestas de calidad del hábitat derivadas de la presencia y éxito en la reproducción de coespecíficos (Sergio y Penteriani, 2005; Serrano *et al.*, 2001, 2003, 2004; Serrano y Tella, 2003). Sin embargo, vemos que la agregación espacial de parejas a la escala de territorio (2 Km de radio), y no tanto la agregación puntual de parejas en los mismos edificios, tiene efectos negativos sobre su éxito reproductor al incrementarse la depredación dependiente de la densidad (Capítulo 2). Por tanto, la decisión de agregarse para nidificar parece responder a la escasez de lugares de nidificación o a una atracción coespecífica basada en la presencia de parejas reproductoras en determinadas áreas, más que a una selección del lugar de nidificación atendiendo al éxito reproductor, determinado principalmente por la probabilidad de depredación de los coespecíficos (vease también Serrano *et al.*, 2005). Así, la decisión

de agregarse para nidificar en condiciones de alta disponibilidad de lugares de nidificación y baja densidad poblacional podría considerarse como maladaptativa, debido al riesgo de depredación de los nidos, pero puede ser la única posibilidad para intentar reproducirse en condiciones de alta densidad poblacional y reducida disponibilidad de lugares de nidificación, como ocurre en el área de estudio (Capítulo 2). Procesos de selección adaptativa y maladaptativa pueden sucederse en las poblaciones como consecuencia de los cambios en las condiciones de abundancia y disponibilidad de los recursos esenciales (ver revisión en Schlaepfer *et al.*, 2002), especialmente debido al desconocimiento temporal de los individuos sobre la calidad real del hábitat y otras presiones selectivas condicionadas por estos procesos (ver Pärt, 2001a, b; Schlaepfer *et al.*, 2002; Arlt y Pärt, 2007). Por ejemplo, la densidad de reproductores y su éxito en la reproducción pueden servir de señales honestas sobre las que los individuos flotantes se basan de forma adaptativa para establecerse como reproductores (Sergio y Penteriani, 2005; Serrano *et al.*, 2001, 2003, 2004; Serrano y Tella, 2003). Sin embargo, cuando la densidad se incrementa a niveles sobre los cuales el éxito reproductor se reduce, por ejemplo debido a la depredación dependiente de la densidad, las zonas de alta densidad pueden pasar a ser de baja calidad por el elevado riesgo de depredación que sufren (ver Misenhelter y Rottenberry, 2000; Capítulo 2; éste capítulo) y, por lo tanto, su selección como áreas de nidificación puede resultar maladaptativa (Schlaepfer *et al.*, 2002; Pärt *et al.*, 2007; Robertson y Hutto, 2007). Los individuos reproductores, así como los flotantes, pueden no responder de forma inmediata a estos cambios, especialmente en especies como la chova que muestran una gran fidelidad a sus lugares de nidificación (Capítulo 5), incluso cuando sus nidos son depredados año tras año (Capítulo 1). Esta tendencia a mantener los lugares de nidificación, incluso en condiciones de depredación recurrente, podría ser adaptativa en especies de vida larga como la chova (Capítulo 1 y 5) y en condiciones de depredación incidental que pueden cambiar eventualmente dependiendo de presiones específicas sobre las poblaciones de depredadores y sus presas más comunes (Vickery *et al.*, 1992; Ylönen, 1994; Krebs *et al.*, 1995; O'Donoghue, *et al.*, 1997; Lima, 1998; Schmidt, 2004). Estudios futuros deberían conducir al conocimiento de los efectos poblacionales determinados por la limitación de los lugares de nidificación, atendiendo especialmente a las respuestas ante la depredación de los nidos a distintas escalas (Lima, 1998), como principal causa de fracaso en la reproducción.



Relaciones entre dispersión natal y selección del sistema social de nidificación en la chova piquirroja

INTRODUCCIÓN

La dispersión es uno de los procesos más importantes de las historias vitales de aves y mamíferos, con una influencia significativa sobre la regulación, la distribución espacial y la estructura genética de las poblaciones (Taylor y Taylor, 1977; Greenwood y Harvey, 1982; Shields, 1982; Johnson y Gaines, 1990; Clobert *et al.*, 2001). La dispersión natal puede suponer el desplazamiento a largas distancias en la vida de un individuo reproductor (Greenwood y Harvey, 1982; Newton y Marquiss, 1983), con costes importantes relacionados con el gasto de energía o con el incremento de la mortalidad (Goldwasser *et al.*, 1994). El establecimiento como reproductor en un área determinada puede también ser costoso debido al desconocimiento de la zona de asentamiento desde un punto de vista social y ambiental (Newton y Marquiss, 1982; Pärt, 1995). A pesar de los costes asociados a la dispersión, en casi todas las especies existen individuos que se dispersan a distintas distancias para reproducirse (Baker, 1978). Existen distintos tipos de aproximaciones que explican las causas de las distancias de dispersión natal, como por ejemplo las relacionadas con la calidad del territorio natal (Newton y Marquiss, 1983; Pasinelli y Walters, 2002), la calidad del territorio de reproducción (Russell y Rowley, 1993; Spear *et al.*, 1998) y la densidad y/o presencia de coespecíficos (Stamps, 1988; Reed y Dobson, 1993; Delestrade *et al.*, 1996; Negro *et al.* 1997; Spear *et al.*, 1998; Forero *et al.*, 2002) y depredadores en los lugares natales o de reproducción (Pärt, 1994).

Cuando la escasez de los lugares de nidificación es un factor limitante en las poblaciones, como generalmente sucede en especies trogloditas (Newton, 1998), la distribución espacial de los lugares de nidificación, tanto ocupados por parejas reproductoras como vacantes, podría estar relacionada en general con la distancia de

dispersión natal, con la selección de un determinado lugar de nidificación y/o con la selección del sistema social de nidificación, algo que hasta el momento ha sido insuficientemente explorado (Russell y Rowley, 1993; Serrano *et al.*, 2003). La dispersión natal puede variar en el espacio y en el tiempo debido a que las oportunidades de nidificación pueden cambiar como consecuencia de la densidad poblacional y de la disponibilidad de lugares de nidificación y otros recursos (por ejemplo Cohen y Levin, 1991; McPeck y Holt, 1992; Bensch *et al.*, 2001, Mathias *et al.*, 2001). Si las condiciones de disponibilidad o distribución de los lugares de nidificación cambian, los individuos podrían verse obligados a modificar sus decisiones relacionadas con la dispersión, aunque ello suponga mayores costes o bien implique cambios en la estrategias de nidificación, por ejemplo en lo que respecta a la agregación de las parejas reproductoras (Tella, 1996), o la calidad de los lugares de asentamiento (Mathias *et al.*, 2001).

La variación en las distancias de dispersión ha sido también explicada desde el punto de vista de las características de los individuos, especialmente las derivadas de las fases iniciales de su vida en el nido, como la fecha de eclosión, orden jerárquico que ocuparon en la pollada, peso y tamaño a una edad concreta, etc. (Murray, 1967; Gauthreaux, 1978; Waser, 1985; Tonkyn y Plissner, 1991), que podrían determinar su eficacia biológica futura (Spear *et al.*, 1998; Velando, 2000). Asimismo, un gran número de estudios han examinado exclusivamente las diferencias sexuales en las distancias de dispersión natal, sin considerar otras características potenciales relacionadas con el individuo (ver revisión en Greenwood, 1980; Clarke *et al.*, 1997). Esos estudios muestran que las distancias de dispersión en aves son mayores en hembras que en machos, independientemente del hábitat de nidificación y de la ecología de las especies en particular, aunque existe un claro efecto filogenético en estas diferencias (Clarke *et al.*, 1997). Las diferencias sexuales en la dispersión en sistemas de emparejamiento basados en la defensa de recursos podrían deberse a las ventajas derivadas del conocimiento del área de nidificación para los individuos que se dispersan menos, siempre que exista competencia entre individuos del mismo sexo por los territorios y/o las parejas (Greenwood, 1980, Clarke *et al.*, 1997). Un gran número de autores han argumentado que la dispersión natal es un mecanismo que puede reducir la endogamia a través de la segregación espacial de individuos emparentados (ver por ejemplo Howard, 1960; Greenwood y Harvey, 1976; Greenwood, 1980; Young *et al.*,

1998). De forma alternativa, la variación en las distancias de dispersión puede también estar relacionada con otros factores, como la disponibilidad de lugares de nidificación o la calidad del territorio, mientras que los efectos sobre la endogamia podrían ser secundarios, como consecuencia de las diferencias de género en la dispersión (Pusey, 1987; Clarke *et al.*, 1997).

En este estudio se han examinado los factores que influyen en las distancias de dispersión natal y selección del sistema social de nidificación (territorial o agregado) en una población de chova piquirroja (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), distribuida en siete áreas discretas o subpoblaciones (ver Capítulo 2), durante un periodo de 19 años. Los estudios a largo plazo proporcionan información sobre aspectos de la ecología de los animales que difícilmente pueden obtenerse con aproximaciones a corto plazo (Newton, 1998). Por ejemplo, los factores que influyen en la dispersión natal de los individuos pueden variar espacial y temporalmente, puesto que pueden sucederse cambios ambientales, sociales, poblacionales, etc., que podrían afectar de forma variable a la dispersión, y que pueden ser difíciles de detectar en estudios realizados en un corto periodo de tiempo. En este estudio, prestamos una especial atención a los cambios en la disponibilidad de lugares de nidificación y sus efectos en las decisiones individuales relacionadas con la dispersión natal y la organización social. En concreto, testamos la hipótesis de que las presiones que afectan a la selección de un sistema territorial o agregado para nidificar, específicamente los cambios en el tiempo en la disponibilidad de lugares de nidificación, están relacionados con las decisiones que los individuos deben tomar para intentar establecerse como reproductores. Por lo tanto, evaluamos si la decisión de dispersarse o permanecer en los lugares de nacimiento influyen en el sistema social que los individuos seleccionan para nidificar. En condiciones de elevada disponibilidad de lugares de nidificación, los individuos podrían seleccionar activamente el sistema social más ventajoso para nidificar y dispersarse a menores distancias para establecerse como reproductores (Tella, 1996). En el área de estudio, las parejas nidificantes se han reproducido tradicionalmente en territorios exclusivos (Blanco *et al.*, 1997) hasta que la disponibilidad de lugares de nidificación empezó a decrecer como consecuencia del colapso de los edificios utilizados por la especie (Blanco *et al.*, 1997, datos propios). Como consecuencia de la menor disponibilidad de lugares de nidificación adecuados, la proporción de parejas reproductoras que nidifican de forma agregada en los mismos edificios se ha incrementado continuamente durante los últimos años (datos propios).

Estos cambios en la disponibilidad de lugares de nidificación proporcionan una buena posibilidad para estudiar las respuestas de los individuos para adaptarse a situaciones donde los recursos limitantes de la población varían temporalmente. Específicamente, evaluamos como estos cambios en la disponibilidad de los lugares de nidificación pueden influir en (1) las distancias de dispersión, (2) la decisión de dispersarse o permanecer como individuos filopátricos en los lugares de nacimiento y (3) en el sistema social de nidificación (territorial o agregado) utilizado como consecuencia de las decisiones relacionadas con la dispersión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Procedimientos

El estudio se llevó a cabo en el Valle del Ebro (41° 20'N 0°11'W), Aragón, Noreste de España, en el periodo comprendido entre 1987 y 2006. Una descripción detallada del área de estudio se puede consultar en el Capítulo 2.

Cada primavera, se visitaron los edificios ocupados por parejas nidificantes con el fin de anillar los pollos en el nido. Éstos fueron marcados individualmente con anillas de metal, desde 1987 a 2006. Entre 2003 y 2006 se marcaron también con anillas de plástico con caracteres alfanuméricos que forman un código único que puede leerse a distancia mediante telescopio. Para cada pollo se registró: (1) fecha de eclosión: en aquellos nidos muestreados en el momento de la eclosión de cada uno de los pollos (Ver Capítulo 1) o se estimó *a posteriori* a partir de la edad de los pollos (ver métodos en Capítulo 3); (2) sexo: se determinó por procedimientos moleculares (ver métodos en Capítulo 1) o por la medida de la longitud del tarso una vez que el pollo ha estabilizado completamente el crecimiento esquelético (Blanco *et al.* 1996, Capítulo 1); (3) tamaño de pollada: número de pollos por nido; (4) peso del pollo (con un error de 0.1g); (5) longitud del tarso medido con calibre digital (error 0.01 mm); (6) longitud de la cuerda máxima del ala (mm); (7) edad del pollo en días en el momento proceder a su anillamiento; (8) categoría del pollo según su orden de eclosión (tres categorías: primero, intermedio/s, último, ver Capítulo 1).

Se registró el número de parejas nidificando en cada edificio y el sistema social de nidificación utilizado por los progenitores (territorial o agregado, ver Introducción general). Entre los meses de marzo y mayo de 1989-2006 se capturaron parejas reproductoras en sus lugares de nidificación para determinar la distancias de dispersión natal (en el caso de que hubieran sido anillados como pollos). Para capturar a los individuos se accedió a los edificios durante la noche, utilizando mangas cazamariposas de gran tamaño y, una vez tomados los datos, se les devolvió al mismo lugar. Para cada individuo reproductor se registraron, además del número de anilla, datos relacionados con: (9) sexo: determinado por el tamaño (ver Tella y Torre, 1993); (10) peso (con un error de 1 g.); (11) longitud del tarso medido con un calibre digital (error 0.01 mm) y (12) longitud de la cuerda máxima del ala (mm). Desde marzo a junio de 2003-2006 se localizaron en los lugares de nidificación a los individuos reproductores marcados con anillas de lectura a distancia cuando salían del interior del edificio o bien llegaban con cebs para la hembra (en el caso de los machos durante la incubación) o los pollos. Se realizaron las lecturas mediante un telescopio terrestre de 20-60 aumentos, a una distancia mínima de 70 m, sin causar molestias a los individuos. Durante 2003-2006, el área de estudio fue censada con el fin de detectar el mayor número posible de parejas reproductoras. De cada individuo marcado como pollo en el nido y localizado como reproductor, se consideraron múltiples variables que podrían influir en la distancia de dispersión natal. Todas las variables fueron registradas para cada individuo, tanto aquellas relacionadas con el edificio y territorio natal como las relacionadas con el edificio y territorio de reproducción. Los métodos de obtención de las variables sociales, ambientales y de hábitat se describen en el apartado de Métodos del Capítulo 2 y se detallan en los Apéndices 1 y 2.

La dispersión natal se definió como la distancia en metros (en línea recta) entre el edificio natal y el de reproducción. Se denominaron *dispersantes* a aquellos individuos que se reprodujeron fuera de su edificio natal y *filopátricos* a los que mostraron fidelidad al edificio natal. Los individuos que realizan la primera reproducción seleccionan un edificio y generalmente éste se mantiene como lugar de nidificación para el resto de su vida (obs. pers., ver también Capítulo 5).

Análisis de datos

Para el análisis de los datos de dispersión se han considerado dos periodos de estudio distintos, de acuerdo a los cambios observados en la disponibilidad de lugares de nidificación y a la creciente tendencia a la agregación de las parejas reproductoras, sobre todo a partir del año 2003 (datos propios). De esta forma hemos intentado identificar los posibles cambios en los factores que influyen en la dispersión, especialmente los relacionados con la disponibilidad de lugares de nidificación. Por una parte, se ha considerado el periodo comprendido entre 1987 y 2002, en el que sólo una pequeña proporción de las parejas reproductoras nidificaba en agregaciones (6.8%, $n = 73$ parejas, 2.8% de los edificios ocupados, $n = 71$, datos relativos a la zona Central, año 1993, Blanco *et al.*, 1997) debido a la elevada disponibilidad de lugares vacantes de entre los disponibles (71.3%, $n = 248$, datos relativos a la zona Central, año 1993, Blanco *et al.*, 1997), y por otra, el periodo que incluye los individuos nacidos entre 2003 y 2004 y que realizaron su primer intento reproductor entre 2005-2006. Este segundo periodo coincide con una mayor tendencia a la agregación de las parejas reproductoras (34.2%, $n = 117$ parejas reproductoras, 9.4% de los edificios ocupados, $n = 85$, datos relativos a la zona Central, año 2004) debido presumiblemente a la menor disponibilidad de lugares vacantes de entre los disponibles (58.5%, $n = 205$, datos relativos a la zona Central, año 2004). Durante este periodo, además el área de estudio fue censada intensivamente, y se obtuvo información tanto de las características de los edificios como de los territorios natales y de reproducción de los individuos dispersantes, así como de algunas de sus características durante su periodo de crecimiento en el nido.

Se utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLIMMIX macro de SAS, Littell *et al.*, 1996). La distancia de dispersión natal se analizó de tres formas distintas. En primer lugar se analizó la distancia de dispersión para el conjunto de todos los individuos de los que se obtuvieron datos de dispersión natal, es decir, de aquellos nacidos entre 1987 y 2004 y que realizaron su primer intento de reproducción entre 1989 y 2006. La distancia de dispersión se utilizó como variable respuesta en modelos con error normal y función *identity*, una vez fue normalizada mediante la raíz cuadrada.

La identidad de la subárea, del edificio natal y el año de nacimiento fueron incluidos en los modelos como factores aleatorios, con el fin de evitar la pseudorreplicación debido a que se han considerado muchos nidos del mismo edificio y muchos edificios de la misma subárea en distintos años, donde las parejas reproductoras pueden estar sometidas a las mismas presiones sociales y ambientales. Como factores fijos se han incluido el periodo de estudio, el sexo, la categoría del pollo en la secuencia de eclosión, el sistema social natal y el de reproducción. Como covariables se han incluido el número de parejas reproductoras en el edificio natal y de reproducción, la fecha de eclosión, el tamaño de pollada, el peso y la longitud de la cuerda máxima del ala, incluyendo la longitud del tarso y la edad en días como variables forzadas a entrar en el modelo, para controlar la influencia del tamaño estructural y la edad. Además, se incluyeron como covariables el peso y la longitud de la cuerda máxima del ala de los mismos individuos, pero ya como reproductores, incluyendo la longitud del tarso como variable forzada a entrar en el modelo para controlar la influencia del tamaño estructural. También se comprobaron las interacciones entre las variables, especialmente la interacción entre el periodo de estudio y el sistema social de nidificación, con el fin de evaluar el efecto del aumento de las agregaciones de parejas durante el segundo periodo de estudio sobre las decisiones individuales relacionadas con la dispersión.

Por otra parte, se ha analizado la distancia de dispersión de los individuos nacidos entre 1987 y 2002 (el 86 % de los datos pertenecen a individuos nacidos en los años noventa) y aquellos nacidos en 2003-2004 y que se reprodujeron en 2005-2006, mediante modelos con error normal y función *identity*. En el análisis de los datos de dispersión de los individuos nacidos entre 1987-2002, se han incluido los mismos factores aleatorios y variables exploratorias que en el modelo anterior, excluyendo el periodo de estudio como factor fijo. En el análisis de los datos de los individuos nacidos entre 2003-2004 se ha incluido la identidad de la subárea y del edificio natal como factores aleatorios, con el fin de evitar la pseudorreplicación debido a que se han considerado nidos del mismo edificio y edificios de la misma subárea, donde las parejas reproductoras pueden estar sometidas a las mismas presiones sociales y ambientales. De esta forma, se ha evaluado la influencia de las características de los individuos (incluyendo las variables previamente mencionadas y excluyendo el periodo de estudio como factor fijo) y las variables descritas en los Apéndices 1 y 2 sobre la distancia de

dispersión natal. Como la decisión de dispersarse o establecerse como reproductor filopátrico en el edificio natal puede estar influenciado por diferentes factores, se ha analizado la distancia de dispersión natal incluyendo y excluyendo los individuos filopátricos. Los procedimientos estadísticos realizados en éste capítulo son los mismos del Capítulo 1 (consultar en apartado Métodos). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS 2001 Institute Inc., Cary, North Carolina). Los grados de libertad se calcularon según el método Satterwaite.

Para realizar los análisis de selección del tamaño de la agregación de parejas (es decir, número de parejas que nidifican en un determinado edificio, ver Introducción general, de aquí en adelante ‘tamaño de agregación’) en el edificio de reproducción, sólo se consideraron a los individuos nacidos entre 2003-2004 y que realizaron su primera reproducción entre 2005-2006 en una agregación de parejas reproductoras. Para determinar la selección del tamaño de agregación se utilizó el índice de selección de Savage (1931) $w_i = U_i / D_i$, donde U_i es la proporción de observaciones registradas en cada agregación de un determinado tamaño y D_i es la proporción de agregaciones disponibles de un determinado tamaño. La significación estadística de los resultados se obtuvo comparando el estadístico $(w_i - 1) / \text{se}(w_i)^2$ con el correspondiente valor crítico de una distribución χ^2 con 1 grado de libertad. La hipótesis nula plantea que los reproductores utilizan las agregaciones de parejas en proporción a su disponibilidad. El índice de error estándar $[w_i (\text{se})]$ fue calculado por $\sqrt{[(1 - D_i) / (u_+ * D_i)]}$, donde u_+ es el número total de individuos muestreados (Manly *et al.*, 1993). Los niveles de significación se obtuvieron tras la corrección de Bonferroni ($0,05/n^\circ$ de pruebas de χ^2 ; Rice, 1989).

RESULTADOS

Distancia de dispersión

De los 3015 pollos anillados en el periodo comprendido entre 1987-2006 (Fig.1), se obtuvieron datos de distancia de dispersión natal de 92 individuos (53 machos y 39 hembras) nacidos entre 1987-2004 y que realizaron su primera reproducción entre 1989-2006. Las distancias de dispersión variaron entre 0 y 42236 m (media = 8833 ± 7491 m, $n = 92$). Los movimientos dispersivos entre subpoblaciones fueron muy escasos (4%, n

= 92), a pesar de haber realizado un total de 1927 observaciones o capturas de individuos reproductores en las siete subpoblaciones del área de estudio entre 1989 y 2006 (ver número de reproductores observados o capturados en la Fig. 1). Los resultados de los modelos lineales generalizados mixtos obtenidos para explicar la variación en la dispersión natal, se muestran en la Tabla 1. La identidad de la subárea natal no fue significativa en ningún modelo (*log-likelihood test*, todos $p > 0.7$), pero se mantuvo en todos ellos para controlar los potenciales efectos de la heterogeneidad espacial en las decisiones de dispersión. El año de nacimiento y la identidad del lugar de nidificación tampoco fueron significativos (*log-likelihood test*, todos $p > 0.3$) pero se mantuvieron para controlar la pseudorreplicación.

Figura 1. Subpoblaciones de Chova Piquirroja en el Valle del Ebro; nd = número de individuos de los que se conoce su distancia de dispersión natal; entre paréntesis se muestra el número de individuos que han emigrado de su subpoblación natal; cb = número de pollos anillados entre 1987-2006.; bo = número de reproductores observados o capturados entre 1989-2006.

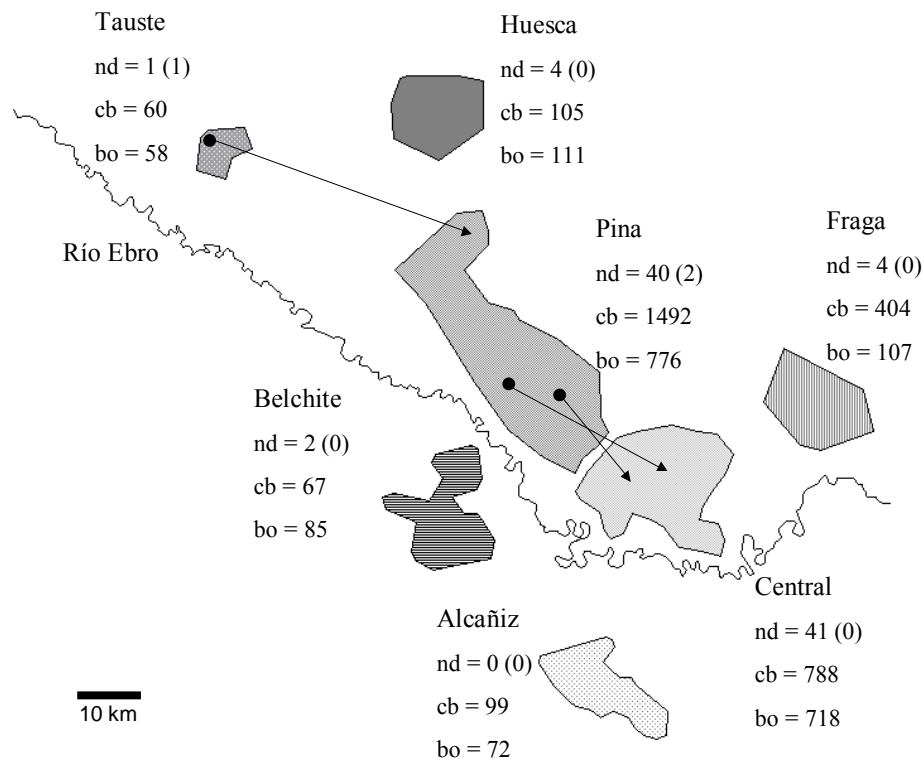
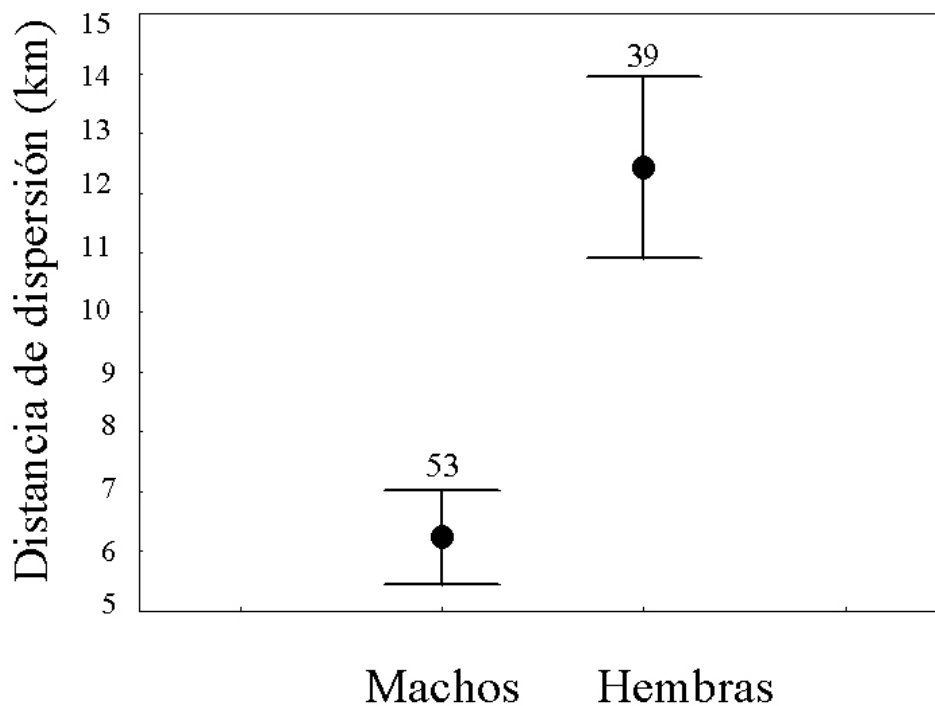


Tabla 1. Categorías de los modelos usados para explicar la variación en la distancia de dispersión natal de Chova Piquirroja. El modelo más probable presenta el valor de AICc menor. Los modelos igualmente probables son aquellos separados por menos de 2 puntos de AICc ($\Delta AICc < 2$) del modelo más probable. El signo de la tendencia se muestra entre paréntesis. El peso del modelo indica el poder explicatorio del mismo. Los pesos de todos los modelos propuestos suman 1 por definición.

<i>Variable</i>	<i>Modelo hipotético</i>	<i>AICc</i>	<i>$\Delta AICc$</i>	<i>Peso</i>
Distancia de dispersión natal (nacidos entre 1987 y 2004) n = 92	Sexo (+) Sistema social natal (-)	918.2	0	0.72
	Sexo (+) N° de parejas en el edificio natal (-)	920.0	1.8	0.28
	Sexo (+)	932.8	14.6	0
	Sistema social natal (-)	940.3	22.1	0
	N° de parejas en el edificio natal (-)	946.5	28.2	0
Distancia de dispersión natal (nacidos entre 1987 y 2002) n = 57	Sexo (+)	560.5	-	1
Distancia de dispersión natal (nacidos en 2003-2004) n = 35	Sexo (+) Sistema social natal (-)	346.0	0	0.71
	Sexo (+) N° de parejas en el edificio natal (-)	347.8	1.8	0.29
	Sexo (+)	358.3	12.3	0
	Sistema social natal (-)	358.7	12.7	0
Distancia de dispersión natal (nacidos entre 1987 y 2004) excluyendo filopátricos, n = 84	Sexo (+)	815.9	-	1
Distancia de dispersión natal (nacidos entre 1987 y 2002) excluyendo filopátricos, n = 55	Sexo (+)	540.0	-	1
Distancia de dispersión natal (nacidos en 2003-2004) excluyendo filopátricos, n = 29	Sexo (+)	268.6	-	1

El modelo más probable que explica la distancia de dispersión natal de todos los individuos de los que se tiene datos (nacidos entre 1987-2004 y que realizaron su primera reproducción entre 1989 y 2006, $n = 92$) destaca la importancia del sexo ($F_{1,80} = 18.48$, $p = <0.0001$) y del sistema social natal ($F_{1,61} = 6.49$, $p = 0.012$), aunque un modelo alternativo que incluye el sexo ($F_{1,80} = 24.51$, $p = <0.0001$) y el número de parejas nidificando en el edificio natal ($F_{1,43} = 9.34$, $p = 0.0038$) resultó igualmente probable (Tabla 1). Las distancias de dispersión entre el edificio natal y el de reproducción fueron menores en machos que en hembras (Fig. 2) y menores en individuos cuyos progenitores presentaban un sistema social de nidificación agregado (con 2-16 parejas por edificio) que en aquellos con progenitores territoriales (Fig. 3). La interacción entre el periodo de estudio y el sistema social de nidificación de los progenitores no resultó significativa, debido posiblemente a que la gran mayoría de progenitores en el primer periodo de estudio eran territoriales (86 %, $n = 57$). Por tanto, se procedió a realizar los análisis de la dispersión natal en los dos periodos por separado.

Figura 2. Distancia de dispersión natal de machos y hembras de Chova Piquirroja en el Valle del Ebro entre 1987 y 2006 ($n = 92$). El tamaño muestral se indica sobre las barras.

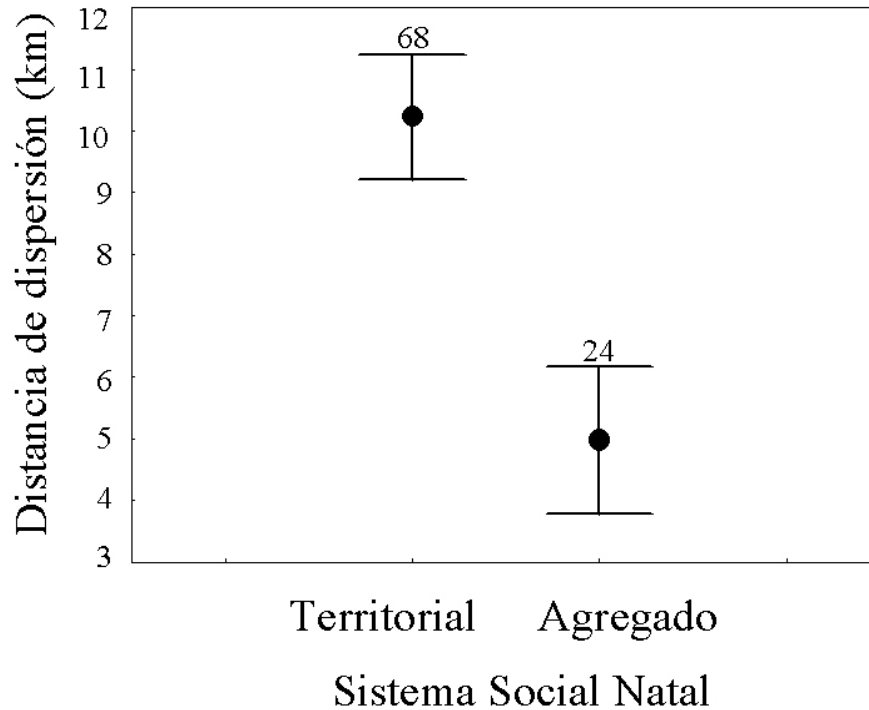


La distancia de dispersión natal de los individuos nacidos entre 1987 y 2002 ($n = 57$) estuvo relacionada con el sexo del individuo ($F_{1,47} = 16.14$, $p = 0.0002$, Tabla 1), siendo los machos los que presentan distancias de dispersión menores.

Asimismo, se analizó la distancia de dispersión de los 35 individuos que nacieron entre 2003-2004 y se reprodujeron en 2005-2006. En este caso se tuvo en cuenta tanto las características individuales como los factores sociales, poblacionales y ambientales (ver Apéndices 1 y 2) del lugar de nacimiento y de nidificación. La distancia de dispersión natal se relacionó con el sexo ($F_{1,30} = 14.30$, $p = 0.0007$) y el sistema social natal ($F_{1,16} = 5.77$, $p = 0.028$), aunque un modelo alternativo en el que se incluye el sexo ($F_{1,30} = 18.25$, $p = 0.0002$) y el número de parejas reproductoras en el edificio natal ($F_{1,27} = 7.15$, $p = 0.012$) resultó igualmente probable (Tabla 1). En este periodo, el 45 % ($n = 35$) de los progenitores de los individuos de los que obtuvimos datos sobre su dispersión nidificaron de forma agregada. Todos los análisis se repitieron incluyendo el año de nacimiento como covariable en vez de como factor aleatorio, pero los resultados fueron similares a los de los modelos anteriores, con las mismas variables significativas.

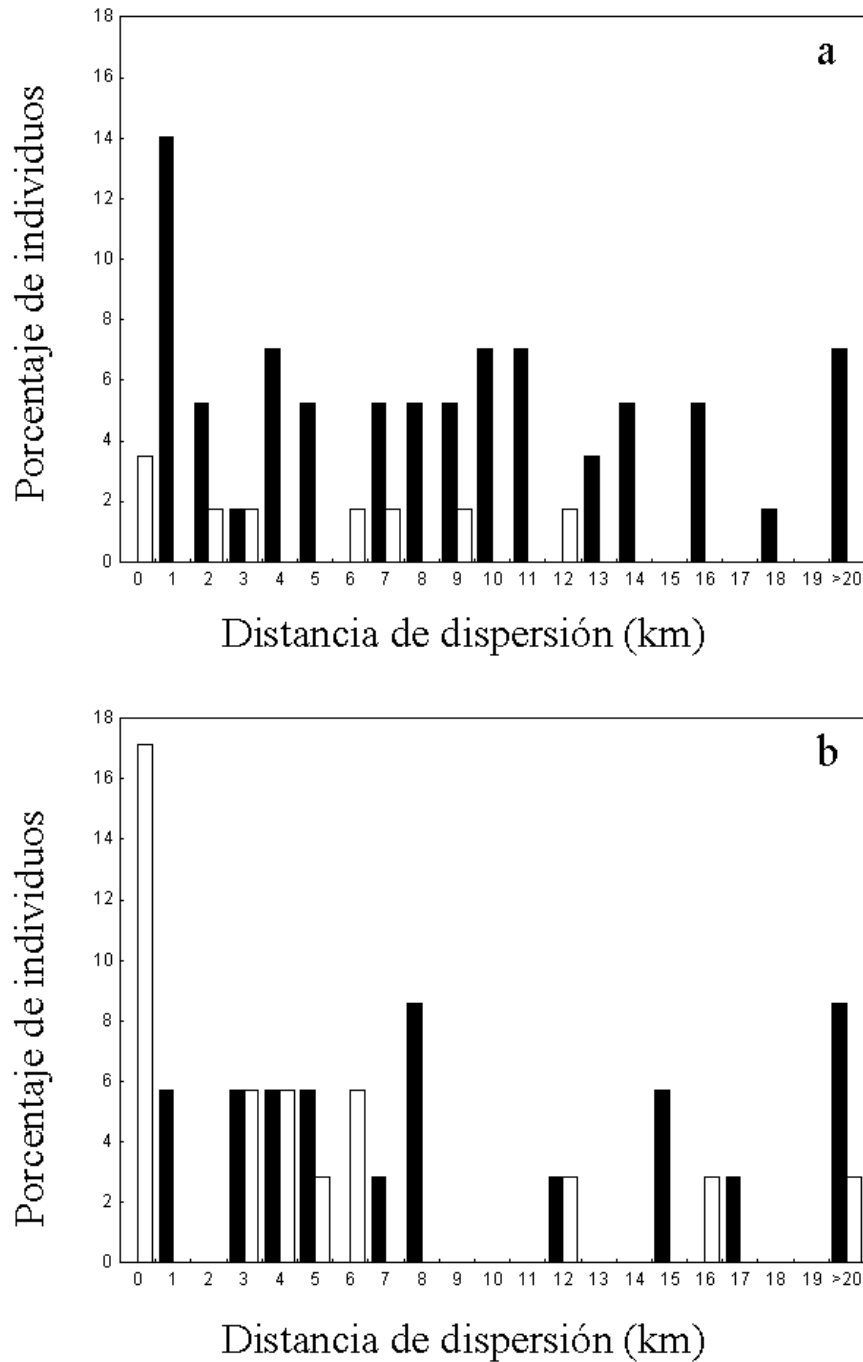
Al excluir los individuos filopátricos de todos los análisis, la distancia de dispersión se relacionó exclusivamente con el sexo del individuo (Tabla 1), (nacidos entre 1987-2004, $n = 84$, sexo: $F_{1,66} = 34.44$, $p < 0.0001$; nacidos entre 1987-2002, $n = 55$, sexo: $F_{1,47} = 11.97$, $p = 0.001$; nacidos entre 2003-2004, $n = 29$, sexo: $F_{1,16} = 30.79$, $p < 0.001$).

Figura 3. Distancia de dispersión natal en chovas según el sistema social de nidificación de los progenitores de Chova Piquirroja en el Valle del Ebro entre 1987 y 2006 (n = 92). El tamaño muestral se indica sobre las barras.



De los 57 individuos nacidos entre 1987 y 2002 (Fig. 4a), 49 (86 % procedían de parejas territoriales y 8 (14%) de parejas agregadas. Sólo el 3.5% del total de individuos (n = 57), que procedían además exclusivamente de agregaciones, se mostraron filópátricos, es decir, nidificaron en el edificio en el que nacieron (Fig. 4a). Si tenemos en cuenta los datos de los 35 individuos nacidos en 2003-2004 (Fig. 4b), 19 (54%) procedían de parejas territoriales y todos se dispersaron de su lugar natal, el resto 46% (n = 35) procedían de parejas agregadas. El 17% del total (n = 35), que procedían además exclusivamente de agregaciones, se mostraron filopátricos (Fig. 4b). Por lo tanto, entre el primer (1987-2002) y el segundo periodo de estudio (2003-2006) se produjo un incremento de los individuos filopátricos (todos ellos nidificando en las agregaciones en las que nacieron) lo que podría explicar la importancia que el sistema de nidificación de los progenitores tuvo sobre la distancia de dispersión sólo en el segundo periodo. Además, la proporción de individuos que se dispersaron a >20km se incrementó de un 7% en el primer periodo (Fig. 4a) a un 11.5% en el segundo periodo (Fig. 4b).

Figura 4. Porcentaje de individuos que proceden de parejas territoriales (negro) y agregadas (blanco) en relación con la distancia de dispersión natal, (a) individuos nacidos entre 1987-2002 (n = 57), (b) individuos nacidos en 2003-2004 (n = 35).



Considerando sólo los individuos nacidos en agregaciones, los individuos filopátricos procedían de agregaciones con un mayor número de parejas reproductoras (7.9 ± 5.1 parejas reproductoras, rango 4-16, n = 8) que los dispersantes (4.8 ± 2.5

parejas reproductoras, rango 2-10, $n = 16$) (Test U-Mann Whitney, $Z = 2.03$, $p = 0.04$, $n = 24$).

Filopatría, sistema social de nidificación y tamaño de agregación

Se han encontrado diferencias significativas en la proporción de individuos que nidificaron en cada sistema social (territorial o agregado) dependiendo del sistema social en el que nacieron (G-test, $G = 10.01$, g.l. = 1, $p = 0.002$, $n = 92$, Fig 5). El 52.2% de los individuos seleccionaron agregaciones para reproducirse ($n = 92$). La mayoría de los individuos procedentes de un sistema agregado seleccionaron agregaciones para nidificar (Fig. 5). En cambio, algo menos de la mitad de los individuos procedentes de sistemas territoriales seleccionaron agregaciones para establecerse como reproductores (Fig. 5). El tamaño de las agregaciones seleccionadas para nidificar no difirió entre individuos que nacieron en la misma agregación (filopátricos: 9.87 ± 6.1 parejas, rango 4-16, $n = 8$), en otras agregaciones (7.4 ± 5.8 parejas, rango 2-16, $n = 11$) o en territorios exclusivos (8.1 ± 5.05 parejas, rango 2-16, $n = 29$) (Kruskal-Wallis, $H = 1.39$, $p = 0.49$, $n = 48$). Además, todos los individuos filopátricos ($n = 8$) procedían de agregaciones (las mismas en las que se establecieron como reproductores), mientras que los individuos dispersantes ($n = 84$) nidificaron en una proporción similar como parejas territoriales (52.4%) o agregadas (42.6%) (test exacto de Fisher, $P = 0.006$). La proporción de individuos filopátricos (todos ellos nidificantes en agregaciones) se quintuplicó entre la primera (1987-2002) y la segunda parte (2003-2006) del periodo de estudio (G-test, $G = 4.962$, g.l. = 1, $p = 0.026$, Fig. 6).

Figura 5. Porcentaje de reproductores territoriales (negro) o agregados (blanco) de Chova Piquirroja en el Valle del Ebro entre 1987 y 2006 en relación con su sistema social natal. El tamaño muestral se muestra sobre las barras.

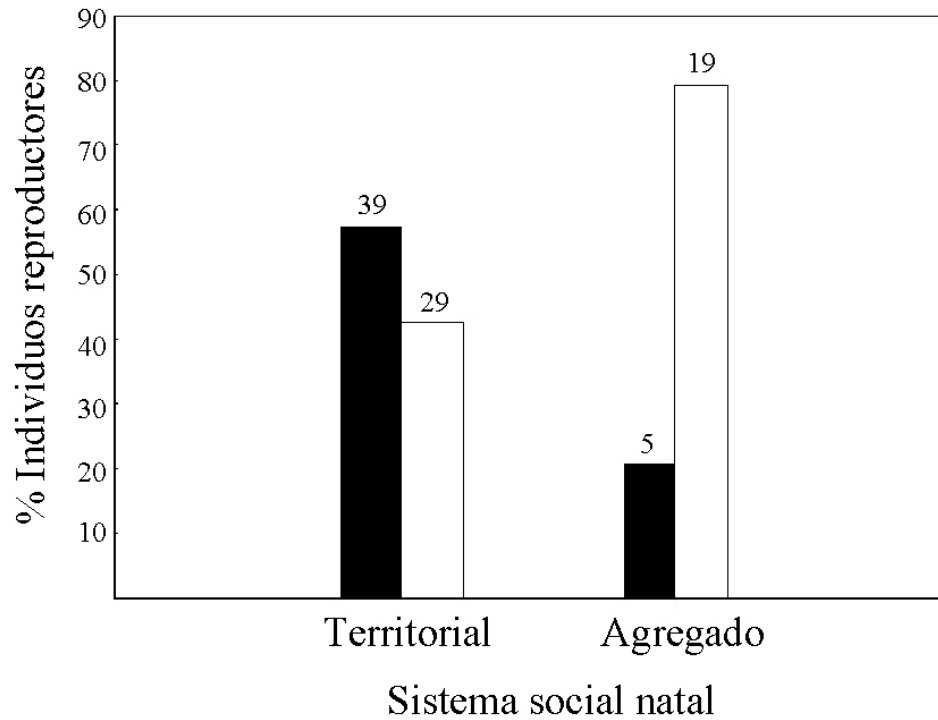
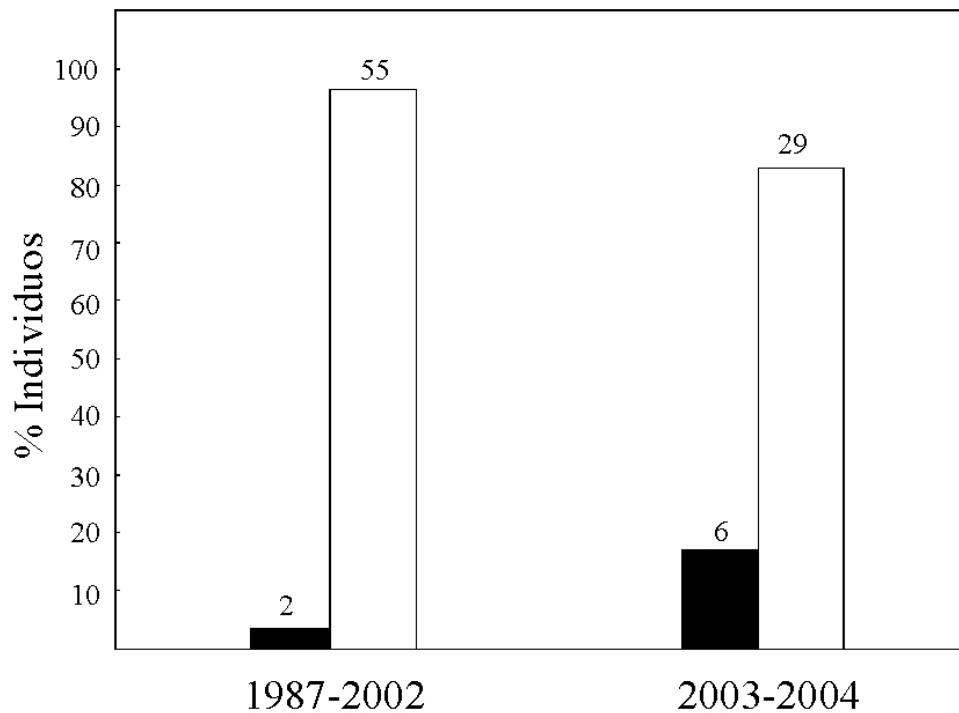


Figura 6. Porcentaje de individuos reproductores filopátricos (negro) o dispersantes (blanco) en cada periodo de estudio (individuos nacidos entre 1987-2002 y entre 2003-2004). El tamaño muestral se muestra sobre las barras.



Para realizar los análisis de selección de tamaño de agregación, se tomaron datos de 48 individuos nacidos entre 2003-2004 y realizaron su primera reproducción en agregaciones entre 2005-2006. La mayor parte de las agregaciones del área de estudio están formadas por 2 o 3 parejas (37 % y 26 % respectivamente, $n = 46$, Fig. 7), aunque también existe una apreciable proporción de agregaciones de mayor tamaño: el 24 % con 4-5 parejas reproductoras y el 13 % con más de 5 parejas reproductoras (rango 6–16 parejas reproductoras). Las agregaciones no fueron utilizadas en función de su disponibilidad (Figura 7). Los individuos seleccionaron de forma significativa y positiva aquellas agregaciones con más de 5 parejas reproductoras, usaron en función de su disponibilidad aquellas de 4-5 parejas, y rechazaron significativamente las formadas por 2 y 3 parejas (Tabla 2)..

Figura 7. Proporción de agregaciones de un determinado tamaño, disponibles (negro) y seleccionadas (blanco) por Chova Piquirroja en el Valle del Ebro.

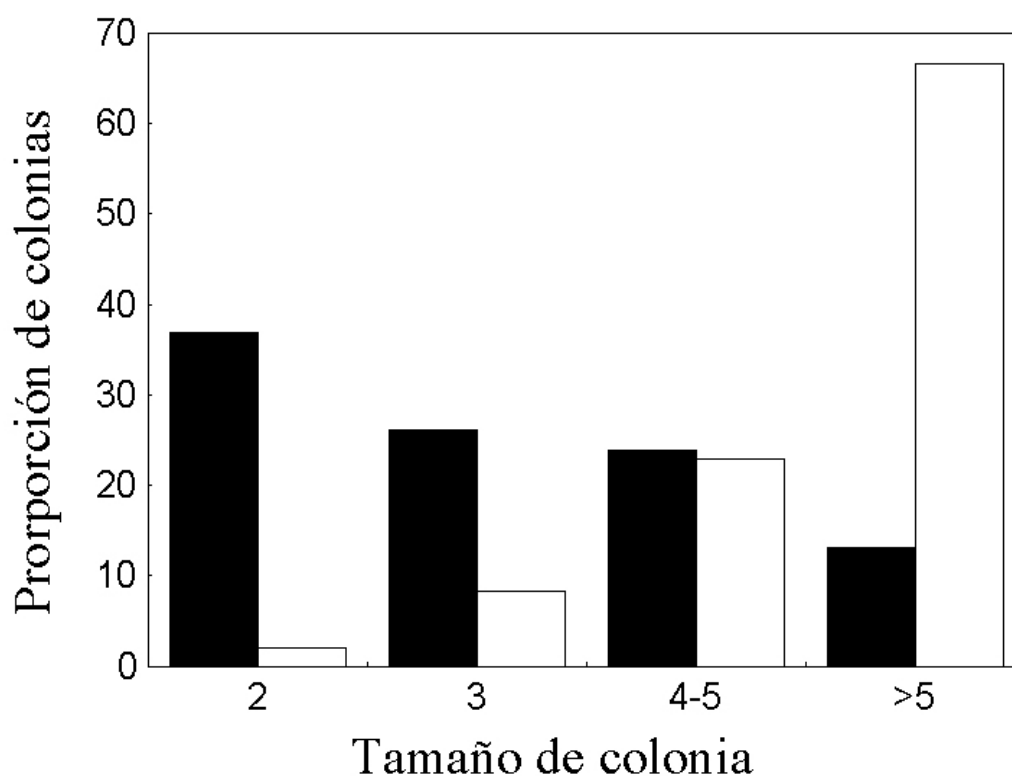


Tabla 2. Valores del índice de selección de Savage (w_i) para cada *agregación* de un determinado tamaño seleccionado por individuos reproductores de chova piquirroja entre 2005-2006, error estándar del índice (s.e.), y significatividad estadística a partir de $p < 0.0125$, después de aplicar la corrección de Bonferroni ($0,05/n^\circ$ de pruebas de χ^2 ; Rice, 1989).

Tamaño de <i>agregación</i>	w_i	s.e.	p
2 parejas reproductoras	0.06	0.018	<0.0001
3 parejas reproductoras	0.32	0.024	0.005
4 - 5 parejas reproductoras	0.96	0.257	0.871
> 5 parejas reproductoras	5.11	0.372	<0.001

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indican que los individuos reproductores de Chova Piquirroja de la población estudiada muestran una alta fidelidad al área de nacimiento en una región donde la especie se encuentra distribuida en áreas discretas o subpoblaciones. La mayor parte de los individuos se dispersaron, es decir, no se establecieron como reproductores filopátricos en los mismos lugares de nacimiento (edificios), pero sí en la misma subárea geográfica. De esta forma, los individuos podrían beneficiarse del conocimiento de las oportunidades de nidificación y otros recursos existentes en sus áreas natales (Greenwood, 1980; Pärt, 1995; Serrano y Tella, 2003) y obtener así ventajas a la hora de emparejarse y reproducirse (Pärt, 1994). La validez de los resultados de este estudio podría estar comprometida si una fracción significativa de los individuos se dispersara fuera del área de estudio (Koenig *et al.*, 1996). Sin embargo, este posible sesgo fue reducido mediante el muestreo de todo el conjunto de la población sobre una área extensa (Blanco *et al.*, 1997; Capítulo 2), aunque el esfuerzo de muestreo fue variable entre subáreas. De hecho, la distancia máxima entre dos edificios ocupados (130 km) resultó ser mucho mayor que la distancia media y máxima de dispersión (8.8 y 42.2 km respectivamente). Además, la gran mayoría de las dispersiones se produjeron a distancias menores de 20 Km. del edificio natal. También, cabría destacar que el mayor número de anillamientos se llevó a cabo en las subáreas centrales del área de estudio (subáreas Pina y Central, ver Fig. 1), minimizando así la posible menor probabilidad de detección de aquellos individuos

procedentes de nidos localizados en subáreas periféricas (ver también Negro *et al.*, 1997).

En general, la variación en las distancias de dispersión refleja las diferencias entre sexos, con una distancia de dispersión mayor en hembras que en machos, y entre los sistemas sociales de nidificación (territorial o agregado) de los progenitores, con una distancia de dispersión mayor en individuos que proceden de territorios exclusivos frente a aquellos que nacieron en agregaciones. En general, las hembras de chova piquirroja se dispersan más lejos que los machos (Bignal *et al.*, 1989), como ocurre en la mayoría de las especies de aves (Greenwood, 1980; Greenwood y Harvey, 1982; Clarke *et al.*, 1997). En esta especie, la elección de la pareja se realiza entre los individuos que forman bandos y que comparten los dormideros comunales (Blanco y Tella, 1999). El conocimiento previo del área donde establecerse como reproductor podría ser una ventaja para los machos que se dispersan menos de su área natal, si así obtienen algún beneficio o reducen los costes relacionados con la competencia frente a otros machos en la obtención de pareja y en la posterior adquisición y defensa de los lugares de nidificación y otros recursos (Greenwood, 1980; Bignal *et al.*, 1997; Clarke *et al.*, 1997). Por el contrario, una mayor distancia de dispersión puede llevar a los machos a áreas desconocidas, lo que podría suponer costes en relación con el aumento de la necesidad de prospectar lugares de nidificación, del incremento de las interacciones agresivas y del menor conocimiento de las oportunidades de alimentación (Greenwood, 1980; Clarke *et al.*, 1997). Por el contrario, el abandono del territorio natal podría no suponer los mismos costes para las hembras, aunque estos aspectos necesitan ser investigados con mayor detalle. La dispersión natal podría ser un mecanismo eficiente para evitar el emparejamiento con individuos genéticamente similares (Greenwood, 1980; Komdeur y Hatchweell, 1999; Perrin y Goudet, 2001). Este mecanismo podría ser mucho más eficiente si la dispersión difiriera entre sexos (Pusey, 1987), ya que de esta forma se reduciría la posibilidad de emparejamientos entre individuos estrechamente emparentados, por ejemplo entre hermanos (Harvey y Ralls, 1986), o bien entre individuos genéticamente similares en sentido amplio debido a la estructura genética de las poblaciones (Keller y Waller, 2002; Double *et al.*, 2005; Temple *et al.*, 2006). Las diferencias sexuales en la dispersión podrían también facilitar las conductas que benefician a los individuos emparentados (Lambin *et al.*, 2001; Perrin y Goudet, 2001), especialmente del sexo que menos se dispersa. En el caso de la chova,

la menor distancia de dispersión de los machos podría suponer su establecimiento cerca de sus padres y de sus hermanos, lo que podría favorecer cierta facilitación social basada en el parentesco debido a la agregación espacial de familiares (Bignal *et al.*, 1997). Por ejemplo, los machos territoriales podrían ser menos agresivos con sus parientes (Bignal *et al.*, 1997) e incluso beneficiarse mutuamente de su cercanía en la explotación de los recursos (Bignal *et al.*, 1997) como, por ejemplo, mediante la alimentación en bandos durante la época de cría o la defensa comunitaria frente a los depredadores (Blanco *et al.*, 1998a). En este sentido es destacable que la mayoría de los individuos filopátricos fueron machos que se establecieron como nidificantes en las colonias donde nacieron, y donde podrían coincidir con sus progenitores debido a la alta fidelidad a los lugares de nidificación a lo largo de la vida (Capítulo 5). Es necesaria más investigación para evaluar si las posibles ventajas que los machos obtendrían estableciéndose cerca de sus parientes son la causa o la consecuencia de las diferencias sexuales en la dispersión, y las razones de por qué estas ventajas potenciales no deberían también influir en las distancias de dispersión de las hembras. Las distancias de dispersión natal pueden variar dependiendo de las presiones a las que se encuentra sometidos los individuos de una población en un determinado momento (por ejemplo Cohen y Levin, 1991; McPeck y Holt, 1992; Mathias *et al.*, 2001). Durante el primer periodo del estudio sólo una pequeña proporción de las parejas reproductoras nidificaban de forma agregada (Blanco *et al.* 1997). Por lo tanto, antes de que el incremento en la frecuencia de este sistema social se generalizara en todas las subpoblaciones, las distancias de dispersión natal variaron principalmente debido al sexo de los individuos dispersantes. En cambio, al realizar los análisis de los datos pertenecientes a individuos nacidos entre 2003 y 2004, cuando la disponibilidad de lugares de nidificación era más reducida y la tendencia a agregarse mayor, la variación en la distancia de dispersión se relacionó con el sexo del individuo y con el sistema social de nidificación de los progenitores. Estos resultados sugieren que las decisiones relacionadas con la dispersión natal podrían estar influidas por el efecto de la disponibilidad de lugares de nidificación en las oportunidades para el establecimiento de los reproductores en distintos sistemas sociales. En este sentido, una elevada disponibilidad de lugares de nidificación permitiría el establecimiento de territorios exclusivos aún a costa de que los individuos que se establecen como reproductores noveles tengan que dispersarse a largas distancias. Por el contrario, la limitación en los lugares de nidificación obligaría a la agregación de parejas en un mismo lugar de

nidificación, lo que podríamos considerar una agregación obligada mas que una selección activa por un sistema de nidificación colonial (Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Rolland *et al.*, 1998; Brown y Brown, 2001).

La limitación de los lugares de nidificación podría condicionar las distancias de dispersión de dos formas principales. En primer lugar, los individuos podrían dispersarse a largas distancias, incluso fuera de la subárea de nacimiento o del área de estudio, en busca de lugares de nidificación que permitan el establecimiento de territorios exclusivos. Sin embargo, los resultados de este estudio han mostrado que estas dispersiones de larga distancia son muy escasas, aunque se produjeron en mayor proporción en la segunda parte del periodo de estudio, y probablemente estén asociadas con elevados costes para los individuos dispersantes (Newton y Marquiss, 1982; Pärt, 1995; Forero *et al.*, 1999). Como alternativa probablemente menos costosa, los individuos podrían seleccionar agregaciones para nidificar, o bien se verían obligados a hacerlo, lo que les permitiría dispersarse a menores distancias, o incluso permanecer como individuos filopátricos nidificantes en los lugares (edificios) de nacimiento. De hecho, el efecto del sistema social de procedencia sobre la distancia de dispersión desapareció cuando se excluyeron de los análisis los individuos filopátricos, todos ellos nacidos en edificios ocupados por agregaciones de parejas reproductoras que continuaron siéndolo cuando los individuos en cuestión se establecieron como reproductores. Por lo tanto, la influencia de los individuos filopátricos afectó a todos los análisis donde se incluyeron, como reflejo de la decisión particular de no dispersarse mas que de la influencia del sistema social de los progenitores en la distancia de dispersión de sus descendientes. Esta estrategia podría ser menos costosa desde el punto de vista de la supervivencia durante el periodo de dispersión, e incrementaría las probabilidades para el establecimiento de nuevos reproductores, pero podría también implicar costes en la reproducción debido a procesos dependientes de la densidad (Carrete *et al.*, 2006a, b; Capítulo 2 y 3). Además, la mayoría de los individuos que nidificaron de forma agregada seleccionaron significativamente las agregaciones de mayor tamaño. Esto sugiere que las parejas territoriales son menos permisivas que las agregadas a la hora de tolerar el establecimiento de una nueva pareja en su mismo lugar de nidificación, y además, dicho comportamiento territorial podría incrementarse como consecuencia de la escasez de lugares de nidificación. Por otra parte, una vez que se forma una agregación de parejas, la incorporación progresiva de nuevas parejas podría

incrementarse debido a que la pareja o parejas instaladas anteriormente tendrían mayores dificultades para impedir la instalación de nuevas parejas. En estas circunstancias, los costes de intentar expulsar a las nuevas parejas podrían ser mayores que los derivados de convivir con ellas (Hamilton y Taborsky 2005). Otras variables que podrían provocar diferencias en las distancias de dispersión natal, como aquellas relacionadas con características individuales (Tonkyn y Plissner, 1991), ambientales (Pasinelli y Walters, 2002) y sociales, como la densidad de coespecíficos a distintas escalas (Spear *et al.*, 1998), no influyeron de forma clara en las distancias de dispersión natal.

La elección del sistema social de nidificación también podría tener un componente hereditario y depender del sistema social de los progenitores. La gran mayoría de individuos procedentes de agregaciones seleccionaron significativamente el mismo sistema social de nidificación, pero un alto porcentaje de los individuos procedentes de sistemas territoriales seleccionaron también agregaciones para nidificar. Esto parece indicar que en condiciones de limitación de los lugares de nidificación la agregación podría ser la única oportunidad para que nuevas parejas puedan acceder a la reproducción, independientemente del componente hereditario que pudiera tener esta selección. No se encontró una influencia clara del sistema social y tamaño de agregación de los progenitores en el tamaño de agregación seleccionada para reproducirse por los individuos dispersantes. Todos ellos seleccionaron significativamente aquellas agregaciones de mayor tamaño para reproducirse y evitaron las más pequeñas, con 2 ó 3 parejas que quizás sean más fácilmente defendibles ante nuevas incorporaciones que las agregaciones mas grandes. Este resultado difiere de los obtenidos en estudios sobre la heredabilidad de la selección del tamaño de agregación o colonia (por ejemplo, Brown y Brown, 2000; Serrano y Tella, 2007), en los que se muestra que el tamaño de colonia de reproducción esta relacionado con el tamaño de colonia de nacimiento (Brown y Brown, 2000; Møller, 2002; Serrano y Tella, 2007). En este sentido, la chova no debería considerarse como una especie colonial o colonial facultativa, sino mas bien territorial, aunque con un comportamiento flexible en cuanto a la defensa del territorio dependiendo de las circunstancias poblacionales y sociales. Bajo estas circunstancias, podría parecer que existe atracción coespecífica donde el tamaño de agregación podría ser utilizado como un índice de calidad de la misma en función del éxito reproductor de los individuos agregados, tal como sucede en otras especies con un sistema social colonial (Reed y Dobson, 1993; Serrano *et al.*, 2003;

Serrano y Tella, 2003). No obstante, esta situación parece poco probable, puesto que el éxito reproductor en esta población no se encuentra determinado por el sistema social de nidificación y en cualquier caso, los individuos agregados podrían ser de peor calidad que los territoriales (Capítulo 2). De hecho, muchos de los nuevos reproductores que nidifican en grandes agregaciones sólo lo hacen durante una estación de reproducción, puesto que generalmente no se les vuelve a localizar en el mismo lugar de nidificación o en otros (datos propios) y además suelen fracasar en la reproducción (Blanco *et al.*, 1998, datos propios). La mayoría de los edificios ocupados por las agregaciones de mayor tamaño son también utilizados como dormitorios comunales de individuos no reproductores durante la estación de cría, los cuales actúan como dormitorios principales durante todo el año (ver Blanco y Tella, 1999 para más detalles). El comportamiento territorial de las parejas que se reproducen en estos lugares puede relajarse totalmente o bien puede resultar insuficiente para evitar el establecimiento de nuevas parejas reproductoras. De hecho, las interacciones agresivas entre las parejas que comparten los lugares de nidificación son infrecuentes, aunque no lo son entre los integrantes del dormitorio (no reproductores), o entre reproductores y no reproductores (datos propios). Por tanto, la selección de grandes agregaciones de parejas en edificios concretos podría estar simplemente relacionada con la presencia de un elevado número de reproductores potenciales presentes en los bandos que forman los dormitorios (Blanco *et al.*, 1998, Blanco y Tella, 1999) y en la disponibilidad de lugares concretos donde instalar los nidos dentro de los edificios. En este sentido, los dormitorios comunales suelen ser grandes edificios con una elevada disponibilidad de lugares donde instalar los nidos, lo que podría facilitar el establecimiento de nuevas parejas entre los individuos jóvenes que forman el dormitorio. En resumen, en determinadas áreas y momentos en los que la escasez de lugares de nidificación es un factor limitante, el comportamiento territorial podría impedir el acceso de parejas inexpertas a territorios de gran calidad, por lo que se incrementaría la agregación de individuos jóvenes, inexpertos o de baja calidad (ver Siegel-Causey y Kharitonov, 1990; Brown y Brown, 2001; Capítulo 2).

La alta filopatría de las chovas a su subárea natal puede tener una importante influencia en la estructura y dinámica de la metapoblación de chovas en el Valle del Ebro. Dado que la mayor parte de los reclutamientos se deben a individuos locales, es difícil determinar esta influencia en la persistencia y tamaño de la población en cada subárea para entender el funcionamiento y dinámica de la metpoblación (Matthysen *et*

al., 1995; Negro *et al.*, 1997). Debido a la elevada filopatría, se podría incrementar el riesgo de extinción local sin un permanente *efecto rescate* por parte de los individuos inmigrantes (Hanski, 2001), aunque también podría disminuir ese riesgo al existir una baja proporción de individuos emigrantes y una proporción suficiente de individuos flotantes que reemplazen las bajas en las parejas reproductoras. En conclusión, este trabajo confirma una vez más el papel clave de la disponibilidad de los lugares de nidificación como principal factor limitante poblacional en aves trogloditas como la chova (ver Capítulo 2), con importantes influencias sobre las decisiones relacionadas con la dispersión y la selección del lugar y del sistema social de nidificación.



Fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación en la chova piquirroja

INTRODUCCIÓN

La fidelidad a la pareja y/o al lugar de nidificación es un rasgo de la historia vital de las aves que ecólogos y ornitólogos vienen estudiando desde hace décadas (por ejemplo, Darley *et al.*, 1971; Harvey *et al.*, 1979; Greenwood y Harvey, 1982; Jenkins y Jackman, 1993; Sedwick, 2004; Middleton *et al.*, 2006). Tanto el periodo de tiempo que ambos miembros de una pareja permanecen juntos como reproductores, como el mantenimiento de sus nidos y territorios, son determinantes fundamentales del éxito reproductor en numerosas especies monógamas y de vida larga (Rowley, 1983). Estos factores pueden también influir sobre la estructura y la dinámica de la población (Brown y Kodric-Brown, 1977; Lande y Barrowclough, 1987; Freemark *et al.*, 1995). El mantenimiento de la pareja o del lugar de nidificación a lo largo de sucesivas temporadas reproductoras presentaría una serie de ventajas relacionadas con el incremento en la eficacia biológica (ver revisiones en Rowley, 1983; Mock y Fujioka, 1990; Choudhury, 1995) gracias a la experiencia compartida con la pareja (Bradley *et al.*, 1990; Murphy, 1996), al mejor conocimiento del territorio (Hoover, 2003) y a la supresión de los costes que conllevaría la eventual consecución de una nueva pareja y/o territorio (Ainley *et al.*, 1983). Sin embargo, la fidelidad también puede suponer costes ya que, por ejemplo, el éxito reproductor puede disminuir si la calidad del hábitat disminuye en el tiempo (Freed, 1987; Veiga, 1996; Linkhart y Reynolds, 2007). Si los costes que demandan el mantenimiento de la pareja o el lugar de nidificación llegan a superar a los beneficios, los individuos pueden realizar cambios en su emparejamiento y en el emplazamiento de sus nidos y territorios de cara a incrementar su eficacia biológica (ver por ejemplo Greenwood, 1980; Matthysen, 1990; Forero *et al.*, 1990; Linkhart y Reynolds, 2007).

Aunque dispersión y fidelidad han sido ampliamente estudiadas en los últimos tiempos, todavía existen muchas lagunas en el conocimiento general de ambos fenómenos. En especial, se conocen pobremente en especies de vida larga, ya que para documentarlas se hace necesario un seguimiento espacio-temporal que podría comportar dificultades logísticas y prácticas, sobre todo por el mantenimiento de una investigación a lo largo de muchos años y en un área de estudio extensa en la que es necesario incluir a gran parte del conjunto de la población (Koenig *et al.*, 1996; ver Capítulo 4).

En este capítulo se abordan conjuntamente los fenómenos de fidelidad -a la pareja y al lugar de nidificación- y de dispersión -cambios de localidad entre años en individuos reproductores- en una población de chova piquirroja *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Específicamente, se han examinado las hipótesis enunciadas por Morse (1980) relativas a las causas de la fidelidad en especies monógamas. Si el mantenimiento de la pareja se debe a una elevada fidelidad al lugar de nidificación, al producirse cambios en el espacio y/o en el tiempo de las condiciones del lugar de nidificación, la mayor parte de las parejas no se mantendrían y se producirían casos de divorcio (Morse y Kress, 1984). Por el contrario, si el mantenimiento del lugar de nidificación se debe a una alta fidelidad a la pareja, aunque existieran cambios en el lugar de nidificación la pareja se mantendría fiel, y solo se formará una nueva pareja en casos de viudez (Forslund y Larsson, 1991).

Finalmente, se plantea una hipótesis sobre la causa del cambio de lugar de nidificación en algunos individuos viudos, dado que este hecho podría estar asociado al sexo del individuo (Wiklund, 1996) y/o relacionado con una mala experiencia, por ejemplo por la depredación de la pareja en el lugar de nidificación (Flynn *et al.*, 1999; Forero *et al.*, 1999), o por la escasa disponibilidad de recursos del territorio (Newton y Marquiss, 1982).

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se ha llevado a cabo en el Valle del Ebro, Aragón, e incluye información referente al período entre 1987 y 2006. Una descripción detallada del área de estudio puede encontrarse en el Capítulo 2.

Los individuos reproductores se capturaron en los lugares de nidificación durante la noche y por medio de mangas cazamariposas de gran tamaño. Las capturas se extendieron entre los meses de marzo y mayo. Las aves se marcaron individualmente con anillas de metal, y a partir de 2003 también con anillas de lectura a distancia, con código de tres dígitos alfanuméricos. En todos los casos se anotaron anilla o anillas empleadas, edificio de captura (con sus coordenadas geográficas), fecha de captura y sexo del ave (esto último de acuerdo con Tella y Torre, 1993; Blanco *et al.*, 1996), asignando además un número de referencia a cada pareja reproductora. Puesto que la determinación de la edad en esta especie sólo se puede realizar a lo largo del primer año y medio de vida, en tanto que los individuos retienen plumas juveniles (Blanco *et al.*, 1996), para la mayoría de los individuos no fue posible determinar la edad exacta tras la muda completa otoñal.

El marcaje con anillas de lectura a distancia permitió controlar a los ejemplares marcados sin necesidad de recurrir a ulteriores capturas. En los años comprendidos entre 2003 y 2006, durante los meses de marzo a junio se visitaron regularmente los edificios ocupados por chovas a fin de localizar individuos marcados. Para ello, se observaron a una distancia prudencial –de al menos 70 m para no causar molestias–, cuando los individuos salían del interior del edificio o bien llegaban con cebs y se colocaban en algún lugar expuesto. Se efectuaron las lecturas por medio de un telescopio terrestre de 20-60 aumentos. Al igual que en el momento de los marcajes, en cada caso se anotaron las inscripciones de las anillas, la fecha de lectura, y las coordenadas geográficas de la localización del edificio, y se asignó un número a cada pareja en el caso de que aún no lo tuviera. Fuera de la temporada de reproducción, se visitaron los dormideros comunales con el fin de registrar los individuos reproductores allí presentes. Se realizaron tanto capturas nocturnas, por medio de mangas cazamariposas de gran tamaño, como posteriores controles diurnos de individuos marcados con anillas de lectura a distancia.

Se comprobó de forma directa que un individuo había enviudado al encontrar los restos de la pareja, o bien se asumió su viudez al no localizar a la pareja a lo largo del periodo de estudio, ni reproduciéndose con un tercero (“divorcio”) ni en los dormideros comunales. La *distancia de dispersión reproductora* se definió como la distancia en metros entre los edificios donde una determinada chova realizó distintos intentos de reproducción. Los análisis del efecto del sexo sobre las decisiones dispersivas y las distancias de dispersión debidas a la viudedad se analizaron con el paquete estadístico SPSS.

RESULTADOS

Fidelidad a la pareja y viudez

De los 553 individuos reproductores marcados, se han podido localizar a 197 reproduciéndose en más de una ocasión, es decir, en distintos periodos reproductores. Correspondían éstos a 110 parejas distintas (87 con los dos miembros de la pareja marcados y 23 con un solo individuo marcado). De las 87 parejas localizadas reproduciéndose juntas en más de una temporada y con ambos miembros marcados, en 38 se observó tanto la desaparición de uno de ellos (casos de viudez), como su nuevo emparejamiento. Además, hubo otro caso en que el único miembro de la pareja marcado enviudó y el fallecido fue sustituido por otro individuo que había sido marcado previamente en un dormidero. La fidelidad fue del 100% en las 49 parejas restantes, lo que equivale a decir que no se registró en la población ningún caso de divorcio. Estas parejas permanecieron juntas entre 2 y 15 temporadas reproductoras consecutivas como mínimo, (ya que es posible que no se hayan detectado intentos de reproducción anteriores o posteriores) (Tabla 1), y en ellas nunca se llegó a localizar a uno de los individuos separado del otro.

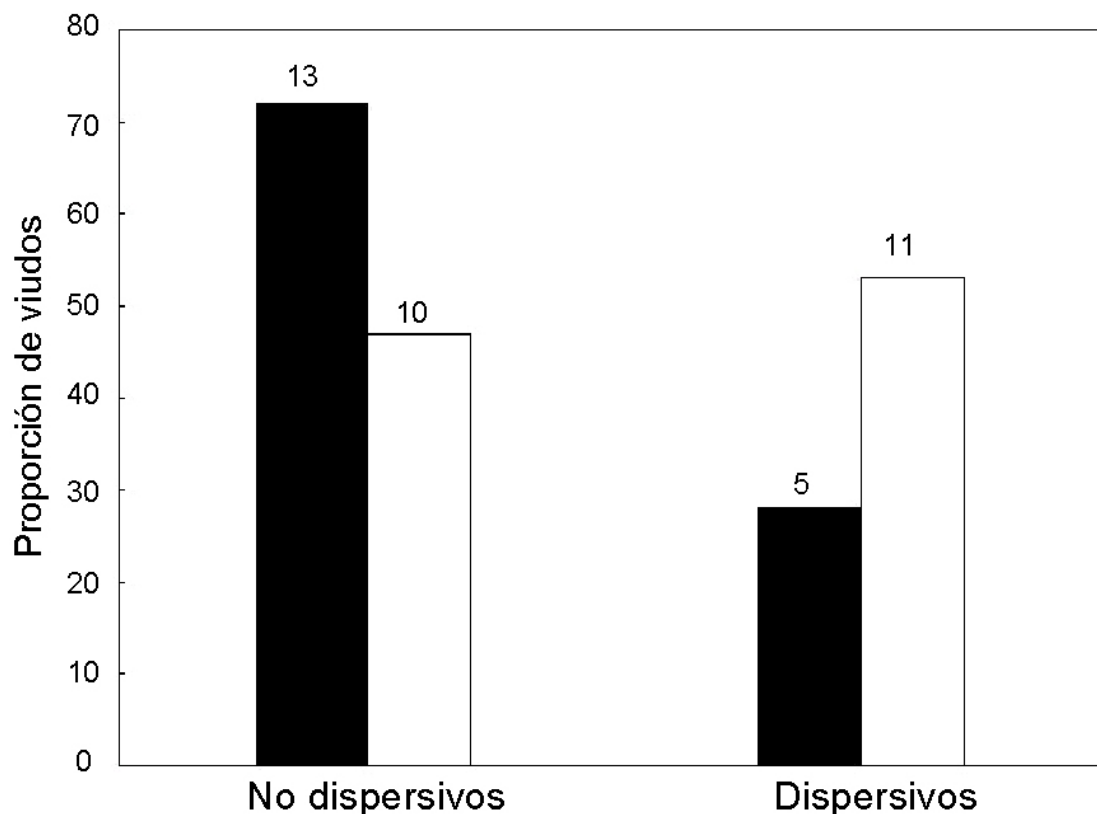
Tabla 1. Número mínimo de temporadas reproductoras en las que las parejas observadas permanecieron juntas.

Temporadas	Parejas
2	24
3	12
4	9
6	1
7	1
9	1
15	1
Total	49

Fidelidad al lugar de nidificación y dispersión reproductora

De los 39 individuos (19 %, n = 197) que enviudaron y encontraron una nueva pareja, 23 (58,9 %, n = 39) permanecieron en su lugar (edificio) inicial de reproducción y 16 (41,1 %) cambiaron de edificio (Fig 1). No se encontraron diferencias significativas en el sexo de los individuos viudos que permanecieron en el edificio inicial o que se trasladaron a otro para emparejarse de nuevo (G-test, $\chi^2_1 = 2.46$, p = 0.11, n = 39). No se encontraron diferencias significativas en la distancia de dispersión de los individuos en función del sexo (machos = 2398 ± 1501 m, n = 5; hembras = 3344 ± 936 m, n = 11; Test de U de Mann Whitney, Z = - 1.3, p = 0.19, n = 16). La gran mayoría de los individuos reproductores localizados permanecieron en el mismo lugar de nidificación año tras año (88.8 %, n = 197, Tabla 2). Sólo 22 cambiaron de edificio, haciéndolo a una distancia media de 2504 ± 1399 m. (rango = 146-4692 m, n = 22) De ellos, 16 (el 72,7 %) cambiaron de edificio al enviudar, dispersándose una media de 3048 ± 1179 m (rango 1068 – 4692 m, n = 16). Una pareja se trasladó debido al derrumbamiento de su edificio (distancia de dispersión: 143 m) y dos parejas cambiaron por causas desconocidas (distancia de dispersión: 949 ± 298 m).

Fig 1. Proporción de machos viudos (negro) y hembras viudas (blanco) de chova piquirroja que al emparejarse nuevamente permanecen en el edificio inicial (no dispersivos) o se trasladan otro (dispersivos). El tamaño muestral se indica sobre las barras.



Se localizaron 30 individuos reproductores en dormitorios comunales fuera de la temporada de reproducción (solo se tuvo en cuenta a reproductores pertenecientes a parejas con ambos miembros de la pareja marcados). De estos, 16 reproductores estaban junto a su pareja (en total 8 parejas) y 2 se encontraban solos. A todos ellos se les volvió a localizar la primavera siguiente con su pareja y en su lugar de nidificación. Además, se detectaron 3 viudos en busca de una nueva pareja (comprobado posteriormente debido a que se les localizó la siguiente primavera en su lugar de nidificación, pero con un nuevo reproductor y no se volvió a localizar a su antigua pareja) y 9 individuos que podrían haber perdido a su pareja (posibles viudos), y a los que no se les vuelve a localizar en su lugar de nidificación habitual y tampoco a sus parejas, por lo que posiblemente encontraron a una nueva pareja y cambiaron a un edificio no detectado, o bien murieron o se dispersaron antes de emparejarse.

Tabla 2. Número mínimo de temporadas reproductoras en las que los individuos observados permanecieron fieles al lugar de nidificación.

Temporadas	Nº individuos	Machos	Hembras
2	98	45	53
3	27	15	12
4	31	17	14
5	2	1	1
6	5	2	3
7	4	1	3
9	4	2	2
10	1	0	1
11	2	2	0
13	1	1	0
Total	175	86	89

DISCUSIÓN

En este estudio se ha determinado el grado de fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación, así como la realización de movimientos dispersivos reproductores y las distancias recorridas, documentando las causas probables de estos procesos. Según los resultados expuestos en este capítulo, en la chova piquirroja existe una alta fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación, un fenómeno mencionado previamente pero no descrito en detalle en otros trabajos sobre la especie (Goodwin, 1976; Coombs, 1978; Monaghan *et al.*, 1989; Bignal *et al.*, 1997; Laiolo *et al.*, 1998; Reid *et al.*, 2003a). Los cambios de pareja o de lugar de nidificación se produjeron solamente en casos de viudez o de pérdida del lugar de nidificación. Incluso en estos casos, los individuos se establecieron en lugares muy próximos a su anterior lugar de nidificación, sin superar el área máxima de 5000 m que las parejas utilizan durante el periodo reproductor (Kerbiriou *et al.*, 2006; Capítulo 2). Esto sugiere que cuando las parejas reproductoras cambian de lugar de nidificación lo hacen dentro de un área conocida previamente.

En el Capítulo 1 se mostró que la chova piquirroja realiza una inversión similar en todos los pollos de la pollada, siendo además esta inversión muy prolongada en el tiempo ya que los pollos se mantienen dependientes de los progenitores hasta los dos meses de edad aproximadamente (datos propios). La fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación podría ser una estrategia adaptativa que favoreciera este tipo de inversión parental, ya que para conseguir el alimento necesario con el fin de sacar adelante a todos los pollos de la nidada, sería esencial conocer en detalle tanto el territorio como las características y limitaciones de la pareja, y este conocimiento podría ser adquirido progresivamente mediante el mantenimiento a largo plazo de la pareja y el lugar de nidificación (Greenwood y Harvey, 1982; Rowley, 1983; Mock y Fujioka, 1990; Hoover, 2003). El emparejamiento de por vida, no obstante, también podría suponer costes en el caso de que la pareja no cumpliera las expectativas de calidad necesarias para la reproducción (Choudhury, 1995). En la chova piquirroja el emparejamiento podría ser selectivo, dependiente de indicadores de calidad evaluados por los individuos en los bandos de aves no reproductoras (Blanco y Tella, 1999; Laiolo *et al.*, 2000; datos propios). En este caso, un emparejamiento adecuado puede suponer elevados beneficios en la reproducción (Searcy, 1982) mientras que un emparejamiento desacertado puede suponer costes en la eficacia biológica de por vida, debido a la aparente ausencia de divorcios. De hecho, la diferente calidad de las parejas reproductoras, reflejada en los parámetros de la reproducción y en las estrategias de inversión parental (véase Capítulo 1) podría deberse a una inadecuada elección inicial de pareja sin aparente posibilidad de divorcio, un aspecto que requeriría una mayor investigación.

Por otra parte, en una población en la que el principal factor limitante es la disponibilidad de lugares de nidificación (Blanco *et al.*, 1997, 1998b; Capítulo 2), la fidelidad a los territorios y los nidos podría evitar los costes de búsqueda y establecimiento de nuevos lugares de nidificación en cada temporada de reproducción (Krebs, 1982), que podría obligar además a una selección de territorios de calidad inferior (Capítulo 4). Además esto podría suponer la competencia con los ocupantes de los lugares de nidificación en condiciones de saturación de la población, donde una buena parte de los lugares adecuados para la reproducción se encuentran ocupados por parejas reproductoras. No obstante, en las condiciones actuales de depredación recurrente (ver Capítulo 1) y dependiente de la densidad de reproductores (Capítulo 2 y

Capítulo 3), el mantenimiento del lugar de nidificación también podría suponer costes importantes en relación con la eficacia biológica. Aún así, en esta especie podrían asumirse tales costes debido a la gran impredecibilidad que caracteriza a su éxito reproductor. También su estrategia de inversión parental estaría de acuerdo con esta interpretación (Capítulo 1). Sin embargo, un 41.1 % de los individuos viudos ($n = 39$) cambiaron de edificio al emparejarse de nuevo, posiblemente porque su pareja pudo ser depredada en su antiguo lugar de nidificación. En este caso, el riesgo de depredación sobre adultos podría implicar el cambio de los lugares de nidificación por los individuos supervivientes de las parejas al considerarlos peligrosos (Cody, 1985; Orians y Wittenberger, 1991). Si bien la “hipótesis de la depredación” no ha podido ser contrastada por falta de tamaño muestral, sería la más probable bajo nuestro punto de vista, puesto que existen trabajos de otras especies que confirman esta hipótesis (Flynn *et al.*, 1999; Forero *et al.*, 1999). Aunque no se han encontrado diferencias sexuales en las decisiones de dispersión y en las distancias recorridas por los individuos viudos, se puede observar una menor tendencia dispersiva en machos, con distancias de dispersión más cortas, que podría ser consecuencia de la mayor implicación de éstos en la selección del lugar de nidificación una vez emparejados (Capítulo 4). Según los resultados de este estudio, hay varios datos que apoyan la hipótesis de que el mantenimiento del lugar de nidificación se debe a la fidelidad a la pareja. En primer lugar, no se han encontrado casos de divorcio en la población objeto de estudio. Además, las tres parejas que cambiaron de lugar de nidificación, por el derrumbamiento del mismo o por causas desconocidas, permanecieron fieles a su pareja en el nuevo edificio utilizado. Por otra parte, las parejas pueden utilizar dormideros de forma ocasional permaneciendo allí junto con los individuos no reproductores para beneficiarse de la búsqueda de alimento en bandos cuando las circunstancias lo requieren, por ejemplo durante periodos de condiciones meteorológicas adversas (Blanco y Tella, 1999; Bignal *et al.*, 1997; Blanco *et al.*, 1997). En estos casos, la mayor parte de los reproductores observados fuera de la temporada de reproducción en dormideros comunales se encontraban junto con su pareja. El resto de individuos localizados en dormideros eran individuos viudos o con una alta probabilidad de haber enviudado. Además, la selección de pareja parece producirse en los bandos de no reproductores que comparten dormidero comunal (Blanco y Tella, 1999), por lo que la formación de parejas reproductoras noveles se realiza antes de la búsqueda de lugar de nidificación, pero no así en el caso de parejas donde un individuo viudo se empareja de

nuevo, también en los dormideros (Blanco y Tella 1999). Esto último apoya la hipótesis de que la fidelidad al lugar de nidificación es una decisión individual más que de pareja, puesto que muchos individuos viudos vuelven a su edificio de origen y, los que no lo hacen, al menos retornan a su territorio.

La chova piquirroja es por tanto una especie monógama, cuya estrategia de fidelidad a la pareja podría estar relacionada con la maximización del éxito reproductor gracias a la experiencia compartida y al conocimiento del territorio, como se ha descrito en otras especies de vida larga (Forslund y Larsson, 1991, Wiktander *et al.*, 2001). En la población estudiada, los fracasos recurrentes no derivan en un cambio de lugar de nidificación, ya que este cambio no asegura el éxito reproductor debido a que existe una presión de depredación, que aunque es dependiente de la densidad, puede ser impredecible si se trata de un proceso incidental (ver Capítulo 2 y 3). Asimismo, las poblaciones de chova con baja densidad de reproductores pueden estar sometidas a otras presiones impredecibles, como las condiciones meteorológicas y/o la escasez de alimento en zonas de alta montaña o acantilados marinos, por lo es posible que tampoco se produzcan cambios en el lugar de nidificación tras sucesivos fracasos.

La fidelidad a los lugares de nidificación puede tener implicaciones trascendentales sobre la distribución y la abundancia de las parejas reproductoras, dado que podría producirse un aislamiento de las mismas en el caso de que las condiciones ambientales cambiaran alrededor de los territorios (por ejemplo por el derrumbamiento de otros edificios debido a la puesta en marcha de cultivos de regadío). Las parejas que permanecen quedarían aisladas sin posibilidad alguna de recolonización de territorios colindantes y eso ha podido contribuir -y podría seguir contribuyendo- a la formación de subpoblaciones y a la presencia de parejas aisladas en la población. Es posible que este proceso también se dé en las restantes poblaciones de chova, por lo que podría ser uno de los principales determinantes de la distribución espacial de las mismas.

Finalmente, de los resultados de este estudio se pueden extraer conclusiones valiosas de cara a la gestión de la especie en el área de estudio: dada la extrema fidelidad de las parejas a los lugares de nidificación aún en presencia de elevadas tasas de depredación, sería imprescindible mantener condiciones estables a largo plazo en la disponibilidad de lugares de nidificación. Esto implica asegurar el mantenimiento de las

condiciones adecuadas de nidificación en los edificios utilizados, evitando especialmente su completo colapso, para lo cual son necesarios planes específicos de conservación y manejo.

DISCUSIÓN CONJUNTA

La población objeto de estudio se encuentra limitada por la escasez de lugares de nidificación situados en hábitats adecuados. Esta limitación tiene distintas implicaciones en la distribución espacial de las parejas reproductoras, puesto que determina tanto el sistema social de nidificación (territorial o agregado) como la densidad de reproductores. Todo esto, influye a su vez sobre los parámetros de la reproducción y las decisiones relacionadas con la dispersión y la selección del lugar y del sistema social de nidificación. La agregación de parejas nidificantes en un mismo edificio retrasa el comienzo de la puesta, por lo que tienen una mayor probabilidad de realizar puestas pequeñas y de criar un menor número de pollos, debido posiblemente a la interacción y competencia con otros individuos, y quizás también a su menor edad, experiencia o calidad fenotípica en relación con las parejas que crían en solitario. El éxito reproductor se asocia negativamente con procesos dependientes de la densidad de reproductores, relacionados con la depredación de los nidos. Las zonas de alta densidad de reproductores pueden ser áreas de baja calidad por el elevado riesgo de depredación que sufren, y por lo tanto, su selección como áreas de nidificación podría considerarse como maladaptativa, pero ésta puede ser la única posibilidad que tienen para intentar reproducirse en condiciones de alta densidad poblacional y reducida disponibilidad de lugares de nidificación. Los depredadores podrían realizar búsquedas restringidas en áreas de alta densidad donde han encontrado presas anteriormente o aprovechar estas áreas para establecerse allí. Incluso en casos de depredación recurrente, los reproductores mantienen una alta fidelidad a su lugar de nidificación, puesto que el cambio de éste no asegura el éxito reproductor, que es bastante improbable e impredecible en esta especie. Por tanto, la estrategia de inversión parental, que es similar para toda la pollada, se encontraría dirigida maximizar la supervivencia de todos los pollos, evitando la formación de jerarquías en la pollada. La fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación podría ser una estrategia adaptativa que favoreciera este tipo de inversión parental, ya que para conseguir el alimento necesario, con el fin de sacar adelante a todos los pollos de la nidada, sería esencial conocer en detalle tanto el territorio como las características y limitaciones de la pareja, y este conocimiento podría ser adquirido progresivamente mediante el mantenimiento a largo plazo de la pareja y el lugar de nidificación.

La limitación de los lugares de nidificación también influye sobre las decisiones relacionadas con la dispersión y la selección del lugar y del sistema social de nidificación. La selección de agregaciones para nidificar podría permitir no dispersarse o hacerlo a menores distancias. Esta estrategia incrementaría las oportunidades para el establecimiento de los nuevos reproductores, pero también podría implicar costes en la reproducción debido a procesos dependientes de la densidad. Además, el comportamiento territorial de reproductores ya establecidos podría impedir el acceso de parejas inexpertas a territorios de gran calidad y por ello, también se incrementaría la agregación de individuos jóvenes, inexpertos o de baja calidad.

CONCLUSIONES

1.- En la chova piquirroja existe una estrategia de inversión parental similar en la pollada con el fin de maximizar la supervivencia de los pollos en el nido.

2.- Este tipo de inversión parental podría tener relación con las escasas posibilidades de que un determinado intento reproductor finalice con éxito.

3.- La alta fidelidad a la pareja y al lugar de nidificación observada en esta población podría ser una estrategia adaptativa que favoreciera este tipo de inversión parental.

4.- Los principales factores determinantes de la variación de los parámetros de la reproducción en la población estudiada son los procesos que dependen del sistema social de nidificación y de la densidad de reproductores

5.- La depredación de los nidos es la principal causa del fracaso reproductor, que se muestra claramente dependiente de la densidad de parejas reproductoras en el área de estudio.

6.- La variación temporal en la disponibilidad de los lugares de nidificación, debido al progresivo deterioro de los edificios abandonados que utiliza la chova piquirroja, determinó los cambios en los patrones de dispersión y de selección del lugar de nidificación y de sistema social de nidificación.

7.- En resumen, la limitación de los lugares de nidificación a los que se encuentra sometida la población influye directa o indirectamente sobre los parámetros reproductores, las decisiones individuales en la dispersión, en la selección del sistema social de nidificación y en la selección del tamaño de agregación.

BIBLIOGRAFÍA

- AINLEY, D. G., LERESCHE, R. E., y SLADEN, W. J. L. 1983. *Breeding biology of the Adelie Penguin*. University of California Press, Berkeley.
- ALBANO, D. J. 1992. Nesting mortality of Carolina Chickadees breeding in natural cavities. *Condor*, 94:371-382.
- ALTWEGG, R., RINGSBY, T. H. y SÆTHER, B. E. 2000. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology*, 69: 762-770.
- AMUNDSEN, T. y SLAGSVOLD, T. 1998. Hatching asynchrony in great tits: a bet hedging strategy?. *Ecology*, 79: 295-304.
- ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. y THOMPSON, W. L. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management*, 64:912-923.
- ARLT, D. y PÄRT, T. 2007. Non ideal breeding habitat selection: a mismatch between preference and fitness. *Ecology*, 88 (3): 792-801.
- BAEYENS, G. 1981. Magpie breeding success and carrion crow interference. *Ardea*, 69: 125-139.
- BAILLIE, S. R., SUTHERLAND, W. J., FREEMAN, S. N., GREGORY, R. D. y PARADIS, E. 2000. Consequences of large-scale processes for the conservation of bird populations. *Journal of Applied Ecology*, 37: 82-102.
- BAKER, R. R. 1978. *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder y Stoughton. London.
- BAUDAINS, T. P. y LLOYD, P. 2007. Habituation and habitat changes can moderate the impacts of human disturbance on shorebird breeding performance. *Animal Conservation*, 10 (3): 400-407.
- BENSCH, S., HASSELQUIST, D., NIELSEN, B., NIHLEN, C. y FRODIN, P. 2001. Food resources and territory quality in the polygynous great reed warbler. *Biosystematic Ecology*, 18: 49-71.
- BIGNAL, E. 1994. Chough, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. En G. M. Tucker y M. F. Heath, *Birds in Europe: Their conservation status*, pp 420-421. BirdLife International. (BirdLife Conservation Series n° 3). Cambridge.
- BIGNAL, E. y WITHERS, M. 1982. Egg removal by nesting chough. *British Birds*, 75: 581-583.

- BIGNAL, E., BIGNAL, S. y CURTIS, D. J. 1989. Functional unit systems and support ground for choughs - the nature conservation requirements. En E. Bignal y D. J. Curtis (Eds). *Choughs and land -use in Europe*, pp.102-109. Scottish Chough Study Group, Argyll.
- BIGNAL, E., BIGNAL, S., y MCCracken, D. I. 1997. The social life of the Chough. *British Wildlife*, 8: 373-383.
- BIGNAL, E., MCCracken, D. I., STILLMAN, R. A y OVEDEN, G. N. 1996. Feeding behaviour of nesting choughs in the scottish Hebrides. *Journal of Field Ornithology*, 67: 25-43.
- BIRDLIFE INTERNACIONAL. 2004. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife International (BirdLife Conservation Series nº 12). Cambridge.
- BLANCO, G. 2003. Chova Piquirroja, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. En R. Martí y J. C. Del Moral (Eds.), *Atlas de las Aves Reproductoras de España*, pp 546-547. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- BLANCO, G. 2004. Chova Piquirroja, *Pyrrhocorax pyrrhocorax erythrorhamphus*. En A. Madroño, C. González y J.C. Atienza (Eds.), *Libro Rojo de las Aves de España*, 357-361. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife. Madrid.
- BLANCO, G. 2007. Distribution and status of the Chough in Spain: an overview. 2nd International Workshop on the Conservation of the Chough. Ayr, Escocia. 13-14 septiembre 2007. Comunicación oral.
- BLANCO, G. y BERTELLOTTI, M. 2002. Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 137-146.
- BLANCO, G. y TELLA, J. L. 1997. Protective association and breeding advantages of choughs nestings in lesser kestrel colonies. *Animal Behaviour*, 54: 335-342.
- BLANCO, G. y TELLA, J. L. 1999. Temporal, spatial and social segregation of red-billed choughs between two types of communal roosts: a role for mating and territory acquisition. *Animal Behaviour*, 57: 1219-1227.
- BLANCO, G. FARGALLO, J. A. y CUEVAS, J. A. 1993. Seasonal variations in numbers and levels of activity in a communal roost of Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax* in Central Spain. *Avocetta*, 17:41-44.

- BLANCO, G., TELLA, J. L. y TORRE, I. 1996. Age and sex determination of monomorphic non-breeding Choughs: a long-term study. *Journal of Field Ornithology*, 67: 428-433.
- BLANCO G., FARGALLO, J. A., TELLA, J. L. y CUEVAS, J. A. 1997. Role of buildings as nest-sites in the range expansion and conservation of choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* in Spain. *Biological Conservation*, 79:117-122.
- BLANCO, G., FARGALLO, J. A., CUEVAS, J. A. y TELLA, J. L. 1998a. Effects of nest sites availability and distribution on density-dependent clutch size and laying date in the chough *Pyrrhonorax pyrrhonorax*. *Ibis*, 140: 252-256.
- BLANCO, G., TELLA, J. L. y TORRE I. 1998b. Traditional farming and key foraging habitats for chough *Pyrrhonorax pyrrhonorax* conservation in a Spanish pseudosteppe. *Journal of Applied Ecology*, 35: 232-239.
- BLANCO, G., CUEVAS, J. A. y FARGALLO, J. A. 1998c. Breeding density and distribution of choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* nesting in river cliffs: the role of nest-site availability. *Ardea*, 86: 237-244.
- BLANCO, G., CUEVAS, J. A. y FARGALLO, J. A. 1999. Breeding density and distribution of Choughs *Pyrrhonorax pyrrhonorax* nesting in river cliffs: the roles of nest-site availability and nest-site selection. *Ardea*, 86: 237-244.
- BLANCO, G., FRÍAS, O., MARTÍNEZ J., LEMUS, J. A., MERINO, R. y JIMÉNEZ, B. 2006. Sex and rank in competitive brood hierarchies influence stress levels in nestlings of a sexually dimorphic bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 383-390.
- BOYCE, M. S, VERNIER, P. R, NIELSEN, S. E y SCHMIEGELOW, F. K. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157: 281-300.
- BRADLEY, J. S., WOOLER, R. D., SKIRA I. J. y SERVENTY, D. L. 1990. The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Journal of Animal Ecology*, 59: 486-496.
- BRAWN, J. D. y ROBINSON, S. K. 1996. Source-sink population dynamics may complicate the interpretation of long-term census data. *Ecology*, 77: 3-12.
- BRODIE, E. y BRODIE, E. 1999. Predator-prey arm races. *BioScience*, 49 (7): 557-568.
- BROWN, C. R. y BROWN, M. B. 2000. Heritable basis for choice of group size in a colonial bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (26): 14825-14830.

- BROWN, C. R. y BROWN, M. B. 2001. Avian coloniality: progress and problems. *Current ornithology*, 16: 1-82.
- BROWN, J. H. y KODRIC-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445–449.
- BUCKLAND, S. T., BURNHAM, K. P. y AUGUSTIN, N. H. 1997. Model selection: an integral part of inference. *Biometrics*, 53: 603–618.
- BURNHAM, K. P. y ANDERSON, D. R. 1998. *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York.
- BURNHAM, K. P. y ANDERSON, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag. New York.
- CARRETE, M., SÁNCHEZ-ZAPATA, J. A., TELLA, J. L., GIL-SÁNCHEZ, M. y MONLEÓN, M. 2006a. Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*, 112: 680-690.
- CARRETE, M., DONÁZAR, J. A. y MARGALIDA, A. 2006b. Population increase causes productivity depression in Pyrenean bearded vultures: the need of considering density-dependence processes in conservation plans. *Ecological Applications*, 16: 1674-1682.
- CEC. 1999. *CORINE Land Cover*. Commission of the European Communities. ECSC-EEC-EAEC, Brussels, Belgium.
- CHALFOUIN, A. D. y MARTIN, T. E. 2007. Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *Journal of Applied Ecology*, 44: 983-992.
- CHAMBERLAIN, D. E y FULLER, R. J. 1999. Density dependent habitat distribution in birds: issues of scale, habitat definition and habitat availability. *Journal of Avian Biology*, 30: 427- 436.
- CHOUDHURY, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, 50: 413–429.
- CHRISTMAN, B. J. y DHONT, A. A. 1997 Nest predation in Black-capped Chickadees: How safe are cavity nests?. *Auk*, 114: 769-773.
- CICHÓN, M. y DUBIEC, A. 2005. Cell mediated immunity predicts the probability local recruitment in nestlings blue tits. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 962-966.
- CLARK, A. B. y WILSON, D. S. 1991. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology*, 56: 253-277.

- CLARKE, A. L., SAETHER, B. E. y ROSKRAFT, E. 1997. Sex biases in Avian dispersal: A reappraisal. *Oikos*, 79: 429-438.
- CLOBERT, J., DANCHIN, E., DHONDT, A. A. y NICHOLS, J. D. Eds. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1988. *Reproductive Success*. University of Chicago Press. Chicago.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press. Princeton, N. J.
- COHEN, D. y LEVIN, S. A. 1991. Dispersal in patchy environments: the effects of temporal and spatial structure. *Theoretical Population Biology*, 39: 63–99.
- CODY, M. L. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando.
- COLLIAS, N. E. y COLLIAS, E. C. 1984. *Nest building and Bird Behaviour*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- COOMBS, F. 1978. *The Crows. A study of the corvids of Europe*. Redwood Burn Limited Trowbeidge & Esher. London.
- DARLEY, J. A., SCOTT, D. M. y TAYLOR, N. K. 1971. Territorial fidelity of catbirds. *Canadian Journal of Zoology*, 49: 1465-1478.
- DE SANCTIS, A., DE MARINIS, F., LIMONGELLI, L., PELLEGRINI, M. y SPINETTI, M. 1997. The status and breeding biology of the Chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax* Linnaeus) in the Central Apennines-Abruzzo-Italy. *Avocetta*, 21 : 157-164
- DELESTRADE, A., MCCLEERY, R. H., y PERRINS, C. M. 1996. Natal dispersal in a heterogeneous environment: the case of the great tit in Wytham. *Acta Oecologica*, 17: 519-529.
- DHONDT, A. A., y SCHILLEMANS, J. 1983. Reproductive success of the Great Tit in relation to its territorial status. *Animal Behaviour*, 31:902–912.
- DOUBLE, M. C., PEAKALL, R., BECK, N. R. y COCKBURN, A. 2005. Dispersal, philopatry and infidelity: dissection of local genetic structure in superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Evolution*, 59: 625-635.
- DRENT, R.H. y DAAN, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 80: 225-252.
- EGGERS, S., GRIESSER, M., NYSTRAND, M. y ECKMAN, J. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273: 701-706.

- FAUCHALD, P., ERIKSTAD, K. E. y SKARSFJORD, H. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology*, 81: 773-783.
- FILLIATER, T. S., BREITWISCH, R. y NEALEN, P. N. 1994. Predation of northern cardinal nests: does choice of nest site matter?. *Condor*, 96: 761-768.
- FLYNN, L., NOL, E. y ZHARIKOV, Y. 1999. Philopatry, nest-site tenacity, and mate fidelity of semipalmated plovers. *Journal of Avian Biology*, 30: 47-55.
- FORERO, M. G., DONÁZAR, J. A., BLAS, J. y HIRALDO, F. 1999. Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the Black Kite. *Ecology*, 80: 1298-1310.
- FORERO, M. G., DONÁZAR, J. A. y HIRALDO, F. 2002. Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of Black Kites. *Ecology*, 83: 858-972.
- FORSLUND, P. y LARSSON, K. 1991. The effect of mate change and new partner's age on reproductive success in the barnacle goose, *Branta leucopsis*. *Behavioral Ecology*, 2: 116-122.
- FREED, L. A. 1987. The long-term pair bond of tropical House Wrens: advantage or constraint? *American Naturalist*, 130: 507-525.
- FREEMARK, K. E, DUNNINS, J. B, HEJL, S. J y PROBST, J. R. 1995. A landscape ecology perspective for research, conservation, and management. En: T. E. Martin y D. M. Finch (Eds.). *Ecology and Management of Neotropical Migratory Birds*, pp 381-427. Oxford University Press. New York.
- FRIDOLFFSON, A. K. y ELLEGREN, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, 30: 116-121.
- GAUTHREAUX, S. A. 1978. The ecological significance of behavioural dominance. En: P. P. G. Bateson and P. H. Klofer (Eds.). *Perspectives in Ethology*, Volume 3, pp 17-54. Plenum. London.
- GISBERT, J. y PALOMO, L. J. (Eds.). 2002. *Atlas de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza- SECER- SECERU, Madrid.
- GOLDWASSER, L., COOK, J. y SILVERMAN, E. D. 1994. The effects of variability on metapopulation dynamics and rates of invasion. *Ecology*, 75: 40-47.
- GOODWIN, D. 1976. *Crows of the world*. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- GÖTMARK, F. y ANDERSSON, M. 2005. Predation by sparrowhawks decreases with increased breeding density in a songbird, the great tit. *Oecologia*, 142: 177-183.

- GOTTFRIED, B. M. 1978. An experimental analysis of the interrelationship between nest density and predation in old-field habitats. *Wilson Bulletin*, 90: 643-646.
- GOTTFRIED, B. y THOMPSON, C. F. 1978. Experimental analysis of nest predation in oldfield habitat. *Auk* 95:304-312.
- GRANT, T. A., SHAFFER, T. L., MADDEN, E. M. y PIETZ, P. J. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: new insights into old questions. *Auk* 122: 661–672.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140–1162.
- GREENWOOD, P. J. y HARVEY, P. H. 1976. The adaptative significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.). *Journal of Animal Ecology*, 45: 887-898.
- GREENWOOD, P. J. y HARVEY, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of the Ecology Evolution and Systematics*, 13: 1-21.
- GRIFFIN, L. R., y THOMAS, C. J. 2000. The spatial distribution and size of rook (*Corvus frugilegus*) breeding colonies is affected by both the distribution of foraging habitat and by intercolony competition. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267:1463–1467.
- HAMILTON, I. M. y TABORSKY, M. 2005. Unrelated helpers will not fully compensate for costs imposed on breeders when they pay to stay. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 272:445–454.
- HANSKI, I. 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. En J. Clobert, E. Danchin , A. A. Dhondt y J. D. Nichols (Eds.). *Dispersal*, pp 283-298. Oxford University Press. Oxford.
- HARVEY, P. H. y RALLS, K. 1986. Do animals avoid incest?. *Nature*, 320: 575-576.
- HARVEY, P. H., GREENWOOD, P. J. y PERRINS, C. M. 1979. Breeding area fidelity' of Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, 48:305-313.
- HEINSOHN, R. 1995. Hatching asynchrony and brood reduction in cooperatively breeding white winged choughs. *Emu*, 95: 1-5
- HOGSTAD, O. 1995. Do avian and mammalian nest predators select for different nest dispersion patterns of Fieldfares *Turdus pilaris*? A 15-year study. *Ibis*, 137: 484-489.

- HOLWAY, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Blackthroated Blue Warbler. *Condor*, 93: 575-581.
- HOOVER, J. P. 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology*, 84: 416-430.
- HOWARD, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal of vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63: 152-161.
- JENKINS, J. M. y JACKMAN, R. E. 1993. Mate and nest site fidelity in a resident population of Bald Eagles. *Condor*, 95:1053-1056
- JOHNSEN, A., ANDERSEN, V., SUNDING, C. y LIFJELD, J. T. 2000. Female bluethroats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature*, 406: 296-299.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- JOHNSON, J. B. y OMLAND, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 101-108.
- JOHNSON, M. L. y GAINES, M. S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical test using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 449-480.
- JOKIMAKI, J. y HUHTA, E. 2000. Artificial nest predation and abundance of birds along an urban gradient. *Condor*, 102: 838-847.
- JOVANI R., TELLA J. L., BLANCO, G. y BERTELLOTTI, M. 2004. Variable Inter-annual relationships between T-cell mediated immunity and individual traits in white storks. *Ardeola*, 51: 357-364.
- KAREIVA, P. y ODELL, G. 1987. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individuals predators use area-restricted search. *American Naturalist*, 130: 223-270.
- KELLER, L. F. y WALLER, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 230-241.
- KERBIRIOU, C., GOURMELON, F., JIGUET, F. LE VIOL, I., BIRET, F. y JILLIARD, R. 2006. Linking territory quality and reproductive success in the Red-billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: implications for conservation management of an endangered population. *Ibis*, 148: 352-364.
- KOENING, K. D., VUREN, D. V. y HOOGE, P. H. 1996. Detectability, phylopatriy, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 514-517.

- KOKKO, H. y SUTHERLAND, W. J. 1998. Optimal floating and queuing strategies: consequences for density dependence and habitat loss. *American Naturalist*, 152: 354-366.
- KOKKO, H., HARRIS, M. P. y WANLESS, S. 2004. Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology*, 73:367-376.
- KOMDEUR, J. y HATCHWELL, K. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 237-241.
- KOTLIAR, N. B. y WIENS, J. A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59: 253-260.
- KREBS, E. A. 1999. Last but not least: nestling growth and survival in asynchronously hatching crismos rosellas. *Journal of Animal Ecology*, 68: 226-281.
- KREBS, C. J. 1998. *Ecological Methodology*. Addison-Welley Educational Publishers Inc., Menlo Park, CA.
- KREBS, C. J., BOUTIN, S., BOONSTRA, R., SINCLAIR, A. R. E., SMITH, J. N. M., DALE, M. R. T., MARTIN, K. y TURKINGTON, R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269: 1112-1115.
- KREBS, J. R. 1982. Territorial defence in the Great Tit (*Parus major*): Do residents always win? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 11: 185-194.
- KRÜGER, O. 2002. Dissecting common buzzard lifespan and lifetime reproductive success: the relative importance of food, competition, weather, habitat and individual attributes. *Oecologia*, 133: 474-482.
- LAACKSONEN, T. 2004. Hatching asynchrony as a bet-hedging strategy-an offspring diversity hypothesis. *Oikos*, 104: 616-620.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size 1. Intraspecific variation. *Ibis*, 89: 302-352.
- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. Oxford.
- LACK, D. 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press. Oxford.
- LACK, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co. London.
- LAILOLO, P., BIGNAL, E. y PATTERSON, I. J. 1998. The dynamics of parental care in Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). *Journal of Ornithology*, 139: 297-305.

- LAILOLO, P., PALESTRINI, C. y ROLANDO, A. 2000. A study of chough's vocal repertoire: variability related to individuals, sexes and ages. *Journal für Ornithologie*, 141: 168-179.
- LANDE, R. y BARROWCLOUGH, Y. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. En M. E. Soul (Ed.). *Viable Populations for Conservation*, pp 87-12. Cambridge University Press. Cambridge.
- LAMBIN, X., AARS, J. y PIERTNEY S. B. 2001. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. En J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt y J. D. Nichols (Eds.). *Dispersal*, pp 283-298. Oxford University Press. Oxford.
- LARIVIERE, S. y MESSIER, F. 1998. Effect of density and nearest neighbours on simulated waterfowl nests: can predators recognize high-density nesting patches? *Oikos*, 83: 12-20
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: Trouble of new paradigm?. *Ecology*, 74: 1659-1673.
- LESSELS, C. M. 1991. The evolution of life-histories. En J. Krebs y N. Davies (Eds.). *Behavioural Ecology, an evolutionary approach*, pp.32-68. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- LESSELLS, C. M. y BOAG, P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk*, 104: 116-121
- LI, P. y MARTIN, T. E. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk*, 108: 405- 418.
- LIMA, S. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: what are the effects of anti-predator decision making? *Bioscience*, 48: 25-34.
- LINDSTRÖM, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 343-348
- LINDSTRÖM, A., ENEMAR, A., ANDERSSON, G., PROSCHWITZ, T. y NYHOLM, E. 2005. Density-dependent reproductive output in relation to a drastically varying food supply: getting the density measure right. *Oikos*, 110: 155-163.
- LINKHART, B. D. y REYNOLDS R. T. 2007. Return rate, fidelity, and dispersal in a breeding population of flammulated owls (*Otus flammeolus*). *Auk*, 124 (1): 264-275.
- LITTELL, R. C., MILLIKEN, G. A., STROUP, W. W. y WOLFINGER, R. D. 1996. SAS ®system for mixed models. Cary, N.C: SAS Institute.

- MAGRATH, R. D. 1991. Nestlings weight and juvenile survival in the blackbird (*Turdus merula*). *Journal of Animal Ecology*, 60: 335-351.
- MAGRATH, R. D. 1992. Roles of egg mass and incubation pattern in establishment of hatching hierarchies in the blackbird *Turdus merula*. *Auk*, 109: 474-487.
- MANLY, B. F. J., MACDONALD, L. L. y THOMAS, D. L. 1993. *Resource selections by animals. Statistical design and analysis for field studies*. Chapman y Hall. London.
- MARTIN, T. E. 1988a. On the advantage of being different: nest predation and the co-existence of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85: 2196-2199.
- MARTIN, T. E. 1988b. Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence?. *Ecology*, 6 (1): 74-84.
- MARTIN, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs*, 65: 101-127.
- MARTIN, T. E. y ROPER, J. J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor*, 90:51-57.
- MARTIN, J. L., THIBAUT, J. C. y BRETAGNOLLE, V. 2000. Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean: consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology*, 14:1452-1466.
- MARTÍNEZ, J. A., SERRANO, D., y ZUBEROGOITIA, I. 2003. Predictive models of habitat preferences for the Eurasian eagle owl *Bubo bubo*: a multiscale approach. *Ecography*, 26: 21-28.
- MARTÍN-VIVALDI, M., RUIZ-RODRIGUEZ, M., MÉNDEZ, M. y SOLER, J. J. 2006. Relative importance of factors affecting nestling immune response differs between junior and senior nestlings within broods of hoopoes. *Journal of Avian Biology*, 37: 467-476.
- MARZLUFF, J. M. 1988. Do pinyon jays alter nest placement based on prior experience? *Animal Behavior*, 36: 1-10.
- MARZLUFF, J. M. y NEATHERLIN, E. 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: causes, consequences, and challenges for conservation. *Biological Conservation*, 130: 301-314.

- MASSEMIN, S., KORPIMAKI, E., PÖYRI, V. y ZORN, T. 2002. Influence of hatching order on growth rate and resting metabolism of kestrel nestlings. *Journal of Avian Biology*, 33: 35-244.
- MATHIAS, A., KISDI, E. y OLIVIERI, I. 2001. Divergent evolution of dispersal in a heterogeneous landscape. *Evolution*, 55: 246–259.
- MATTHYSEN, E. 1990. Behavioral and ecological correlates of territory quality in the Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*). *Auk* 107:86–95.
- MATTHYSEN, E., ADRIAESSEN, F. y DHONDT, A. A. 1995. Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos*, 72: 375-381.
- MCPEEK, M. A. y HOLT, R. D. 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist*, 140: 1010–1027.
- MIDDLETON, H. A., MORRISSEY, C. A. y GREEN, D. J. 2006. Breeding territory fidelity in a partial migrant, the American dipper *Cinclus mexicanus*. *Journal of Avian Biology*, 37: 369-178.
- MILLER, C. K., y KNIGHT, R. L. 1993. Does predator assemblage affect reproductive success in songbirds? *Condor*, 95:712–715.
- MISENHELTER, M. D. y ROTENBERRY, J. T. 2000. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows. *Ecology*, 81:2892-2901.
- MOCK, D. W. y FUJIOKA, M. 1990. Monogamy and longterm pair bonding in vertebrates. *Trends of Ecology and Evolution*, 5: 39–43.
- MOCK, D. W. y PARKER, G. A. 1997. *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford University Press. Oxford.
- MØLLER, A. P. 2002. Parent-offspring resemblance in degree of sociality in passerine bird. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 51: 276-281.
- MONAGHAN, P., BIGNAL, E., BIGNAL, S., EASTERBEE, N. y MCKAY C.R. 1989. The distribution and status of the chough in Scotland in 1986. *Scottish Birds*, 15: 114-118.
- MONKKÖNEN, M., HUSBY, M., TORNBERG, R. HELLE, P. y THOMSON, R. L. 2007. Predation as a landscape effect: the trading off by prey species between predation risk and protection benefits. *Journal of Animal Ecology*, 76: 619-629.

- MORENO, J. 2002. La evolución de las estrategias vitales. En M. Soler (Ed.). *Evolución, la base de la biología*, pp 159-176. Proyecto Sur de Ediciones. Granada.
- MORSE, D. H. 1980. *Behavioural mechanisms in ecology*. Metheun. London.
- MORSE, D. H. y KRESS, S. W. 1984. The effect of burrow loss on mate choice in the leach's storm-petrel. *Auk*, 101: 158-160.
- MÜLLER, M., PASINELLI, G., SCHIENG, K. SPAAR, R. y JENNI, L. 2005. Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the red-backed shrike. *Oecologia*, 143: 37-50.
- MURPHY, M. T. 1996. Survivorship, breeding dispersal and mate fidelity in Eastern Kingbirds. *Condor*, 98: 82-92.
- MURRAY, B. G. 1967. Dispersal in vertebrates. *Ecology*, 48: 975-978
- NEGRO, J. J., HIRALDO, F. y DONÁZAR, J. A. 1997. Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology*, 66: 640-648.
- NEWTON, I. 1989. *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press. London.
- NEWTON, I. 1992. Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behaviour. *Biological Reviews*, 67: 129-173.
- NEWTON, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation*, 70: 265-276.
- NEWTON, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press. London.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1982. Fidelity to breeding area and mate in Sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Journal of Animal Ecology*, 51: 327-341.
- NEWTON, I. y MARQUISS, M. 1983. Dispersal of sparrow-hawks between birth place and breeding place. *Journal of Animal Ecology*, 52: 463-477.
- NILSSON, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*, 15: 165-175.
- NOLAN, V. 1978. The ecology and behavior of the Prairie Warbler *Dendroica discolor*. *Ornithological Monographs* No. 26.
- O'DONOGHUE, M., BOUTIN, S., KREBS, C. J. y HOFER, E. J. 1997. Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos*, 80: 150-162.
- ORIAN, G. H., y WITTENBERGER, J. F. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, 137: 29-49.

- ORO, D., PRADEL, R. y LEBRETON, J. D. 1999. Food availability and nest predation influence life history traits in Audouin's gull, *Larus audouinii*. *Oecologia*, 118: 438-445.
- PARADIS, E., BAILLIE, S. R., SUTHERLAND, W. J., DUDLEY, C., CRICK, H.Q.P. y GREGORY R. D. 2000. Large-scale spatial variation in the breeding performance of song thrushes *Turdus philomelos* and Black birds *T. merula* in Britain. *Journal of Applied Ecology* 37 (Suppl.1): 73-87
- PÄRT, T. 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour*, 48: 401-409.
- PÄRT, T. 1995. The importance of local familiarity and search costs for age- and sex biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour*, 49: 1029-1038.
- PÄRT, T. 2001a. The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Animal Behaviour*, 62:379-388.
- PÄRT, T. 2001b. Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 268:2267-2271.
- PÄRT, T., ARLT, D. y VILLARD, M. A. 2007. Empirical evidence for ecological traps: a two-step model focusing on individual decisions. *Journal of Ornithology*, 148: 327-332.
- PASINELLI, G. y WALTERS, J. F. 2002. Social and environmental factors affect natal dispersal and philopatry of Male Red-Cockaded Woodpeckers. *Ecology*, 83: 2229-2239.
- PASINELLI, G., SCHIEGG, K. y WALTERS, J. R. 2004. Genetics and environmental influences on natal dispersal distance in a resident bird species. *American Naturalist*, 164: 660-669.
- PERRIN, N. y GOUDET, J. 2001, Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. En, J. Clobert, E. Danchin, A. A. Dhondt y J. D. Nichols (Eds.). *Dispersal*, pp 283-298. Oxford University Press, Oxford.
- PRICE, T. 1998. Maternal and paternal effects in birds. Effects on offsprings fitness. En, T. A. Mousseau y C. W. Fox (Eds.). *Maternal Effects as Adaptations*, pp 202-226. Oxford University Press. Oxford .
- PUSEY, A. E. 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 295-299

- REED, J. M. y DOBSON, A. P. 1993 Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 253–256.
- REID, J. M., SIGNAL, E. M., SIGNAL, S., MCCracken, D. I. y MONAGHAN, P. 2003a. Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, 72: 765–776.
- REID, J. M., SIGNAL, E. M., SIGNAL, S., MCCracken, D. I. y MONAGHAN, P. 2003b. Environmental variability, life history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Journal of Animal Ecology*, 72: 36–46.
- REID, J. M., SIGNAL, E. M., SIGNAL, S., MCCracken, D. I. y MONAGHAN, P. 2006. Spatial variation in demography and population growth rate: the importance of natal location. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1201–1211.
- RICE, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223–225.
- RICKLEFS, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9: 1–48.
- ROBERTSON, B. A y HUTTO, R. L. 2007. Is selectively harvested forest an ecological trap for Olive-sided Flycatchers?. *Condor*, 109: 109–121.
- ROBINSON, S. K., THOMPSON, F. R., DONOVAN, T., M., WHITEHEAD D., R. y FAABORG J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267: 1987–1990.
- RODENHOUSE, N. L., SHERRY, T. W. y HOLMES, R. T. 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology*, 78: 2025–2042.
- ROFF, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall, New York.
- ROLLAND, C., DANCHIN, E. y DE FRAIPONT, M. 1998. The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life history traits: a comparative analysis. *American Naturalist*, 151: 514–529.
- ROWLEY, I. 1983. Re-mating in birds. En: Bateson, P. (Ed.). *Mate choice*, pp: 331–360. Cambridge University Press. Cambridge.
- RUSSELL, E. M. y ROWLEY I. 1993. Philopatry or dispersal-competition for territory vacancies in the splendid fairy-wren, *Malurus splendens*. *Animal Behaviour*, 45: 519–539.

- SAVAGE, R. E. 1931. The relation between the feeding of the herring east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigations, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries Series 2*, 12: 1-88.
- SCHLAEPFER, M. A., RUNGE, M. C. y SHERMAN, P. W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 474-480.
- SCHMIDT, K. A. 2004. Incidental predation, enemy-free space, and the coexistence of incidental prey. *Oikos*, 106:335-343.
- SCHMIDT, K. A., GOHEEN, J. R. y NAUMANN, R. 2001. Incidental nest predation in song birds: behavioral indicators detect ecological scales and processes. *Ecology*, 82: 2937-2947.
- SEARCY, W. A. 1982. The evolutionary effects of mate selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:1357-1385.
- SEDWICK, J. 2004. Site fidelity, territory fidelity, and natal philopatry in willow flycatchers (*Empidonax traillii*). *Auk*, 121(4):1103-1121.
- SERGIO, F., y NEWTON, I. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology*, 72:857-865.
- SERGIO, F. y PENTERIANI, V. 2005. Public information and territory establishment in a loosely colonial raptor. *Ecology*, 86:340-346.
- SERGIO, F., BLAS, J., FORERO, M. G., DONÁZAR, J. A. y HIRALDO, F. 2007. Sequential settlement and site dependence in a migratory raptor. *Behavioral Ecology*, 18:811-821.
- SERRANO, D. y TELLA, J. L. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology*, 72:400-410.
- SERRANO, D. y TELLA, J. L. 2007. The role of despotism and heritability in determining settlement patterns in the colonial lesser kestrel. *American Naturalist*, 169 (2): E53-E67.
- SERRANO, D., TELLA, J. L., FORERO, M. G. y DONÁZAR, J. A.. 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology*, 70: 568-578.
- SERRANO, D., TELLA, J. L., DONÁZAR, J. A., y POMAROL, M. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology*, 84: 3044-3054.

- SERRANO, D., FORERO, M. G., DONAZAR, J. A., TELLA, J. L. 2004. Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of lesser kestrels. *Ecology*, 85 (12): 3438-3447.
- SERRANO, D., ORO, D., URSÚA, E. y TELLA, J. L. 2005. Colony size selection determines adult survival and dispersal preferences: Allee effects in a colonial bird. *American Naturalist*, 166: E22–E31.
- SHIELDS, W. M. 1982. *Philopatry, Inbreeding, and the Evolution of Sex*. State University of New York Press. Albany.
- SIEGEL-CAUSEY, D. y KHARITONOV, S. P. 1990. The evolution of coloniality. *Current ornithology*, 7: 285-330.
- SILLET, T. S., RODENHOUSE, N. L. y HOLMES, R. T. 2004. Experimentally reducing neighbour density affects reproduction and behavior of a migratory songbird. *Ecology*, 85:2467–2477.
- SLAGSVOLD, T., AMUNDSEN, T. y DALE, S. 1995. Cost and benefits of hatching asynchrony in blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Animal Ecology*, 64: 563-578.
- SMITS, J. E., BORTOLOTTI, G. R. y TELLA, J. L. 1999. Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology*, 13: 567-572.
- SPEAR, L. B., PYLE, P. y NUR, N. 1998. Natal dispersal in the Western Gull: Proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology*, 67: 165-179.
- STAMPS, J. A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist*, 131:329–347.
- STAMPS, J., CLARK, A. B., ARROWOOD, P. y KUS, B. 1985. Parent-offspring conflict in the budgerigars. *Behaviour*, 94: 1-40.
- STARCK, J. M. y RICKLEFS, R. E. 1998. *Avian Growth and Development. Evolution within the Altricial-Precocial Spectrum*. Oxford Ornithological Series, Oxford University Press. New York.
- STEARNS, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford.
- STILL, E., MONAGHAN, P. y SIGNAL, E. 1987. Social structuring at a communal roost of Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *Ibis*, 129: 398-403.
- STOKES, D. L. y BOERSMA, P. D. 2000. Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the magellanic penguin. *Ecology*, 81(10): 2878-2891.

- STOLESSON, S.H. y BEISSINGER, S. R. 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. When is the critical period? *Current Ornithology*, 12: 191-270.
- TAYLOR, L. R. y TAYLOR, R. A. 1977 Aggregation, migration and population mechanics. *Nature*, 265: 415-421.
- TELLA, J. L. 1996. *Ecological constraints, costs and benefits of coloniality in the lesser kestrel*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- TELLA, J. L. y TORRE, I. 1993. Sexual size dimorphism and determination of sex in the chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). *Journal für Ornithologie*, 134: 187-190.
- TELLA, J. L., POMAROL, M., MUFIOZ, E. y LOPEZ, R. 1993. Importancia de la conservación de los mases para las aves en Los Monegros. *Alytes*, 6: 335-350.
- TELLA, J. L., JOVER, L.L. y RUIZ, X. 1994. Egg size variability between clutches of Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). *Avocetta*, 18: 69-72.
- TELLA, J. L., FORERO, M. G., BERTELLOTTI, M., DONÁZAR, J. A., BLANCO, G. y CEBALLOS, O. 2001. Offspring body condition and immunocompetence are negatively affected by high breeding densities in a colonial seabird: a multiscale approach. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268: 1455–1461
- TELLA, J. L., BORTOLOTTI, G. R., DAWSON, R. D. y FORERO, M. G. 2000a. T- Cell mediated immune response and return rate of fledging American kestrels are positively correlated with parental clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267: 891-895.
- TELLA, J. L., BORTOLOTTI, G. R., FORERO, M. G. y DAWSON, R. D. 2000b. Environmental and genetic variation in T-cell-mediated immune response of fledgling American kestrels. *Oecologia*, 123: 453-459.
- TELLA, J. L., SCHEURLEIN, A. y RICKLEFS, R. E. 2002. Is cell-mediated immunity related to the evolution of life-history strategies in birds?. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 269: 1059-1066.
- TEMPLE, H. J., HOFFMAN, J. I. y AMOS, W. 2006. Dispersal, phylopatriy and intergroup relatedness: fine scale genetic structure in the white breasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. *Molecular Ecology*, 15: 3449-3458.
- THOMAS, C. D. y KUNIN, W. E. 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology*, 68: 647-657.

- THOMPSON, F. R. 2007. Factors affecting nest predation on forest songbirds in North America. *Ibis*, 149: 98-109.
- THOMPSON, F. R. y BURHANS, D. E. 2003. Predation of songbird nests differs by predator and between forest and field habitats. *Journal Wildlife Management*, 67: 408-416.
- THOMPSON, F. R. y BURHANS, D. E. 2004. Differences in predators of artificial and real songbird nests: evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation Biology*, 18: 373-380.
- THOMPSON, F. R., DONOVAN, T. M., DEGRAAF, R. M., FAABORG, J. y ROBINSON, S. K. 2002. A multi-scale perspective of the effects of forest fragmentation on birds in eastern forests. *Studies in Avian Biology*, 24: 8-19.
- TINBERGEN, N., IMPEKOVEN, M. y FRANCK, D. 1967. An experiment on spacing out as a defence against predators. *Behavior*, 78: 307-321.
- TONKYN, D. y PLISSNER, J. H. 1991. Models of multiple dispersers from the nest: predictions and inference. *Ecology*, 75: 1721-1730.
- TRYJANOWSKI, P., KUZNIAK, S. y DIEHL, B. 2000. Does breeding performance of red-backed shrike *Lanius collurio* depend on nest site selection? *Ornis Fennica*, 77: 137-141.
- TURCHIN, P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos*, 84: 153-159.
- VEIGA, J. P. 1996. Mate replacement is costly to males in the multibrooded house sparrow: An experimental study. *Auk* 113 (3): 664-671, 1996.
- VELANDO, A. 2000. The importance of hatching date for dominance in young shags. *Animal Behaviour*, 60: 181-185.
- VERHULST, S., PERRINS, C. M. y RIDDINGTON, R. 1997. Natal dispersal of great tits in a patchy environment. *Ecology*, 78: 864-872.
- VICKERY, P. D., HUNTER, J. R. y WELLS, J. V. 1992. Evidence of incidental nest predation and its effects on nest of threatened grassland birds. *Oikos*, 63: 281-288.
- WADA, T. 1994. Effects of height of neighboring nests on nest predation in the rufous turtle-dove (*Streptopelia orientalis*). *Condor*, 96: 812-816.
- WASER, P. M. 1985. Does competition drive dispersal?. *Ecology*, 66: 1170-1175.
- WEATHERHEAD, P. J. 1983. Two principal strategies in avian communal roosts. *American Naturalist*, 121: 237-243.

- WHITEHEAD, S., JOHNSTONE, I. y WILSON, J. 2005. Choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax* breeding in Wales select foraging habitat at different spatial scales. *Bird Study*, 52: 193-203.
- WIEBE, K. L. y BORTOLOTTI, G. R. 2000. Parental interference in sibling aggression in birds: what should we look for?. *Écoscience*, 7: 1-9.
- WIKLUND, C. G. 1996. Determinants of dispersal in breeding merlins (*Falco columbarius*). *Ecology*, 77, 1920–1927.
- WIKTANDER, U., OLSSON, O. y NILSSON, S. G. 2001. Age and reproduction in lesser spotted woodpeckers (*Dendrocopus minor*). *Auk*, 118 (3): 624-635.
- WITTENBERGER, J. F. y HUNT, G. L. 1985. The adaptative significance of coloniality in birds. *Avian Biology*, 8: 1-78.
- YANES, M. y SUÁREZ, F. 1996. Incidental nest predation and lark conservation in an Iberian semiarid shrubsteppe. *Conservation Biology*, 10: 861-867.
- YLÖLEN, H. 1994. Vole cycles and antipredatory behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 426-430.
- YOUNG, D. L., ALLARD, M. W., MORENO, J. A., MIYAMOTO, M. M., RUÍZ, C. R. y PÉREZ-RIVERA, R. A. 1998. DNA fingerprint variation and reproductive fitness in the plain pigeon. *Conservation Biology*, 12: 225-227.
- ZUÑIGA, J. M. 1989. An integral study of the chough in Andalucía (S.Spain) from 1978 to 1985. En E. Bignal y D. J. Curtis (Eds.). *Choughs and Land-use in Europe*, pp 65-69. Scottish Chough Study Group. Argyll.

Apéndice 1. Variables descriptivas de las características sociales, poblacionales y ambientales de los lugares de nidificación de la Chova Piquirroja en el Valle del Ebro.

Variables y definiciones
<i>Variables sociales y de densidad</i>
Parejas por edificio: Número de parejas reproductoras nidificando en el mismo edificio
Sistema social de nidificación: Solitario o agregado
Latitud: coordenadas latitudinales de cada edificio ocupado
Longitud: coordenadas longitudinales de cada edificio ocupado
Densidad reproductora 1 ^a : Número de parejas alrededor del edificio (incluyendo parejas nidificando en el mismo edificio)
Densidad reproductora 2 ^a : Número de parejas alrededor del edificio (excluyendo parejas nidificando en el mismo edificio)
Áreas solapadas ^a : Número de áreas que solapan con el área de un determinado edificio ocupado
Anillos ^a : Número de parejas en anillos de 0.5-2Km y 2-5Km de radio alrededor de cada edificio ocupado
Distancia al nido más cercano (m)
Distancia al edificio ocupado más cercano (m)
Número de edificios disponibles ^a : Número de edificios disponibles alrededor de cada edificio ocupado
Distancia al dormitorio comunal más cercano
Dormitorio comunal: Si el edificio alberga un dormitorio comunal (1) o no (0)
Tamaño de dormitorio comunal 1: Número de individuos en el dormitorio más cercano durante el invierno
Tamaño de dormitorio comunal 2: Número de individuos en el dormitorio más cercano durante la primavera
Tamaño de dormitorio comunal 3: Número de individuos en el dormitorio más cercano durante el verano-otoño
Densidad de no reproductores: Número de no reproductores de dormitorio en un área de 5Km
Densidad de coespecíficos: Número de chovas en un área de 5Km alrededor de cada edificio ocupado
<i>Variables ambientales y de hábitat</i>
Cultivos de secano ^a : % de extensión de cultivos de secano
Regadíos ^a : % de extensión de regadíos
Frutales ^a : % de extensión de cultivos arbustivos- arbóreos (frutales, olivares, viñedos)
Coníferas ^a : % de extensión de bosques de coníferas
Matorral ^a : % de extensión de matorral estepario
Mix ^a : % de extensión de cultivos de secano con áreas significativas de vegetación natural (matorral)
Saladas ^a : % de extensión de saladas y balsetes
Diversidad de Hábitat ^{ac} : Índice de diversidad de hábitat de Shannon (Krebs, 1998)
Lluvia ^b : Precipitación media anual (mm) en el lugar donde se sitúa cada edificio ocupado
Temperatura ^b : Temperatura media anual (°C) en el lugar donde se sitúa cada edificio ocupado
Altitud: Altitud (m) del lugar donde se sitúa cada edificio ocupado
Frecuencia de uso humano: inexistente, esporádico, frecuente
<i>Tyto alba</i> : Presencia-ausencia de <i>Tyto alba</i> en cada edificio ocupado
<i>Rattus norvegicus</i> : Presencia-ausencia de <i>Rattus norvegicus</i> en cada edificio ocupado
<i>Falco naumanni</i> : Presencia-ausencia de <i>Falco naumanni</i> en cada edificio ocupado

^a Variables medidas en una área de 0.5, 2 y 5km de radio alrededor de cada edificio ocupado.

^b Variables medidas en una área de 2Km de radio alrededor de cada edificio ocupado.

^c Calculado como: $\Sigma(\text{plog}_e p)$, donde p es la proporción de cada tipo de hábitat.

Apéndice 2. Variables descriptivas de las características del nido y de los lugares de nidificación de la Chova Piquirroja en el Valle del Ebro

Variables y definiciones
<i>Características del nido</i>
Altura del nido
Nidotópica: emplazamiento del nido en repisas, vigas, columnas, etc.
Localización: localización del nido en el interior o en el exterior del edificio
<i>Características del lugar de nidificación: edificio</i>
Tipo de edificio: tipo de edificio utilizado para nidificar (mases, corrales, parideras, naves, garajes, etc.)
Estado de conservación: bien conservado, casi ruina o ruina
Accesibilidad: si el edificio posee puertas y ventanas abiertas o grandes agujeros
<i>Falco tinnunculus</i> : Presencia-ausencia de <i>Falco tinnunculus</i> en cada edificio ocupado
<i>Athene noctua</i> : Presencia-ausencia de <i>Athene noctua</i> en cada edificio ocupado
<i>Corvus monedula</i> : Presencia-ausencia de <i>Corvus monedula</i> en cada edificio ocupado
<i>Parámetros reproductores</i>
Fecha de puesta: Fecha en la que el primer huevo fue puesto
Tamaño de puesta: número de huevos por nido
Tamaño de pollada: número de pollos por nido